АКАДЕМИЯ НАУК СССР
ВСЕСОЮЗНОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ 55

4

АПРЕЛЬ

ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»
ЛЕНИНГРАДСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ

ЛЕНИНГРАД 1970

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ • ТОМ 55 (1970) № 4

РЕДАКЦИОННАЯ КОЛЛЕГИЯ

Е. Г. Бобров, *П. А. Генкель*, *М. М. Голлербах*, *П. М. Жуковский*, *О. В. Заленский*, *Л. В. Кудряшев*, *В. Ф. Купревич*, *Е. М. Лавренко* (главный редактор), *Д. В. Лебедев*, *Г. Г. Левин* (секретарь), *С. Ю. Липшиц*, *Б. Н. Норин* (зам. главного редактора), *В. М. Понятовская*, *Т. А. Работнов* (зам. главного редактора), *В. И. Разумов*, *Л. Е. Родин*, *В. П. Савич*, *С. Я. Соколов*, *В. Б. Сочава*, *В. В. Суворов*, *А. Л. Тахтаджян*, *Б. А. Тихомиров*, *А. И. Толмачев*, *Н. В. Турбин*, *С. Н. Тюремнов*, *Ан. А. Федоров*, *М. С. Яковлев* (зам. главного редактора).

EDITORIAL BOARD

E. G. Bobrov, *An. A. Fedorov*, *P. A. Henckel*, *M. M. Hollerbach*, *L. V. Kudryashev*, *V. F. Kuprevicz*, *E. M. Lavrenko* (Editor-in-Chief), *D. V. Lebedev*, *H. G. Levin* (Secretary), *S. J. Lipschitz*, *B. N. Norin* (Associate Editor), *V. M. Poniatovskaja*, *T. A. Rabotnov* (Associate Editor), *V. I. Razumov*, *L. E. Rodin*, *V. P. Savicz*, *V. B. Soczava*, *S. Y. Sokolov*, *V. V. Suvorov*, *A. L. Takhtajan*, *B. A. Tikhomirov*, *S. N. Tiuremnov*, *A. I. Tolmatchev*, *N. V. Turbin*, *M. S. Yakovlev* (Associate Editor), *O. V. Zalensky*, *P. M. Zhukovsky*.

УДК 581.05.055

В. А. Бурыгин и Л. Е. Маркова

ЗИМНЕВЕГЕТИРУЮЩАЯ РАСТИТЕЛЬНОСТЬ ПУСТЫННЫХ И ПРЕДГОРНЫХ ОБЛАСТЕЙ УЗБЕКИСТАНА

С 1 рисунком

V. A. BURYGIN AND L. E. MARKOVA. WINTER-VEGETATING PLANTS OF THE DESERT AND FOOT-HILL REGIONS OF UZBEKISTAN

В конце зимы и в начале весны 1968 г. нами был маршрутно обследован ряд пустынных и предгорных районов Узбекистана с целью выявления видового состава зимневегетирующей растительности и накопления ею биомассы за зимние месяцы.

Маршрут, начавшийся от Ташкента, пролегал через Голодную степь, г. Самарканд, перевал Тахтакарача (1679 м над ур. м.), предгорные и пустынные районы Кашкадарьинской и Сурхандарьинской областей, далее через г. Бухару в районы Юго-Западного Кызылкума, предгорья гор Нуратау, пески в районе Айдарской впадины и подгорные равнины у с. Фариша и г. Джизака.

Таким образом, исследования охватили различные типы пустынной растительности (гипсофильной, псаммофильной, эфемеровой) и растительность предгорий.

Биомасса зимневегетирующих растений определялась путем взятия почвенного монолита объемом 25×25×30 см в четырехкратной повторности. Во взятых пробах учитывались отросшие надземные органы растений и отмывалась их корневая система. Расчеты производились на абсолютно сухой вес растений. Одновременно проводились промеры высоты растений эдификаторов и определялась фаза онтогенеза.

При характеристике обследованных областей мы придерживаемся схемы физико-географического районирования Узбекистана Л. Н. Бабушкина и Н. А. Когая, по данным которых для указанных районов часты «вегетационные зимы», процент которых колеблется от 16 до 100. Во время подобных зим, даже «. . .в наиболее холодное время (декабрь—январь) часто возможна почти непрерывная, но резко ослабленная вегетация растений» (Бабушкин и Когай, 1964 : 46).

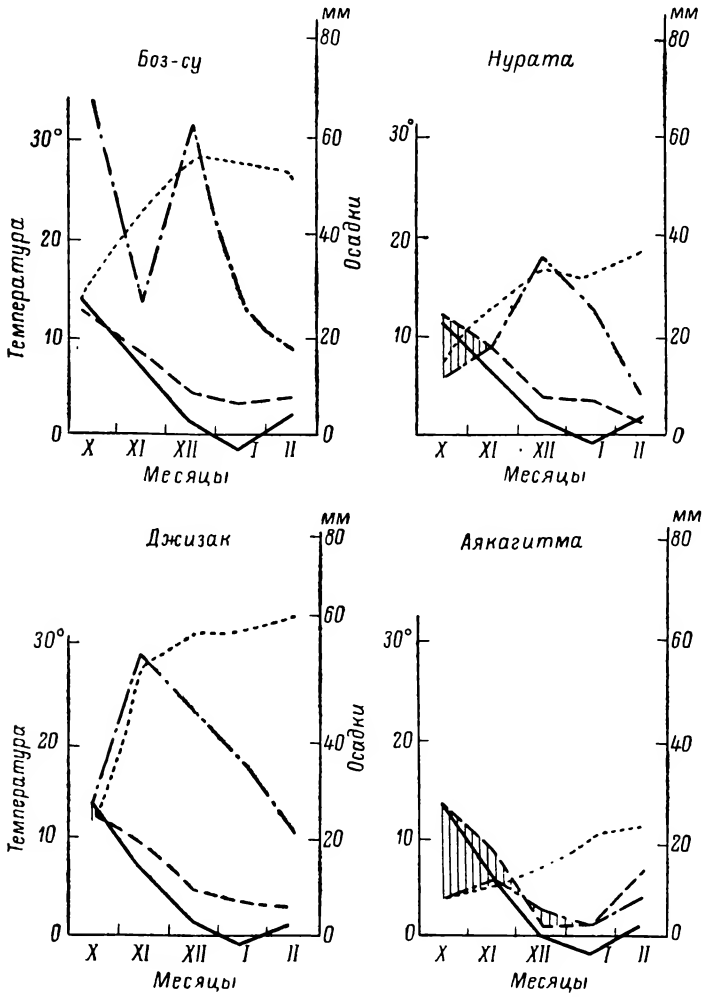
В пределах Бухарской административной области нами обследованы два физико-географических округа: Кызылкумский (с Тамдынско-Кульджуктауским географическим районом) и Нижнезеравшанский (с Бухарско-Каракульским и Канимехским районами).

Для района гор Кульджуктау, лежащего у северных границ южных пустынь Средней Азии, характерен небольшой процент вегетационных зим (16%). Средняя сумма отрицательных зимних температур близка к — 330°, средняя температура января — 4.1°. Количество атмосферных осадков около 200 мм в год. Это наиболее холодный район из числа нами обследованных.

Районы Нижнезеравшанского округа теплее Кызылкумского. Так, для Бухарского района, значительная часть которого расположена в поливной зоне, характерны более высокие средние температуры января (—2.5°), сумма отрицательных температур —100°. Количество вегетационных зим равно 52% от числа лет наблюдений. Среднее количество

осадков близко к 100 мм. В пустынном Канимехском районе сумма отрицательных температур составляет —150°, средняя месячная января —2.0°. Осадков выпадает 122 мм в год.

В 1968 г. по всем районам Бухарской области зима была теплее обычного. Среднемесячные температуры за весь осенне-зимний период были выше многолетних средних на 3—7°, в Канимехском районе средняя темпе-



Климадиаграммы осенне-зимнего периода 1967/68 гг. для пустынных и предгорных районов Узбекистана (по Вальтеру—Госсену).

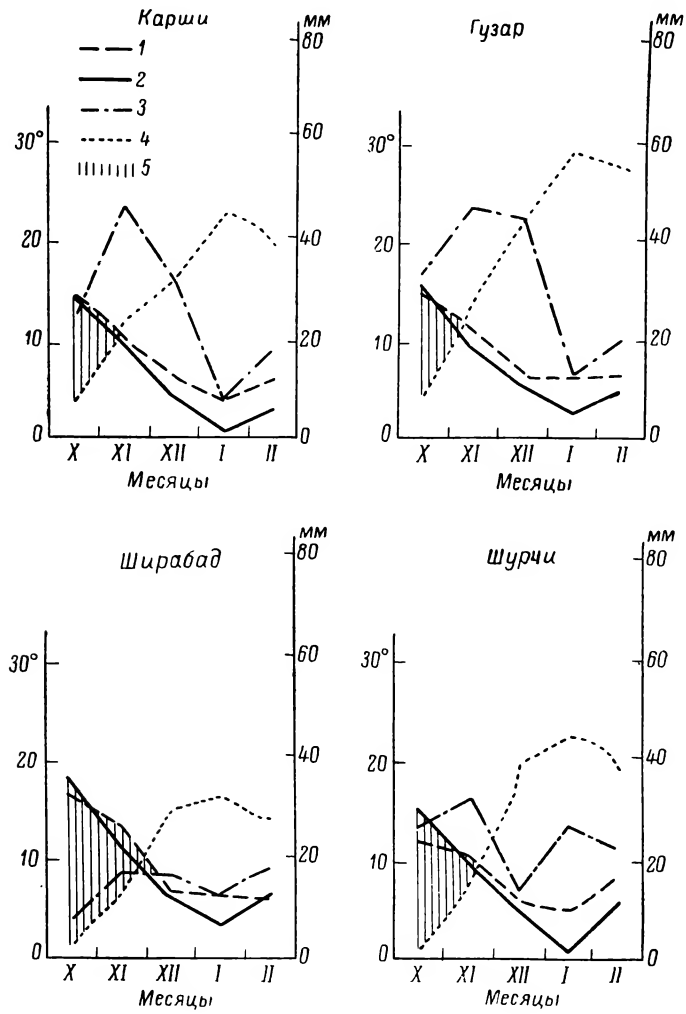
1 — средняя температура воздуха; *2* — многолетняя средняя температура воздуха; *3* — количество осадков; *4* — многолетнее среднее количество осадков; *5* — период засухи.

ратура января составила +0.8°, однако осадков выпало меньше нормы на 16 мм, и засушливый период продолжался до середины января (см. рисунок).

В пределах Среднезеравшанского округа (входящего в Самаркандскую административную область) нами были посещены два физико-географических района: Нуратинский и Самаркандский. Для этого округа с его пересеченным рельефом характерны значительные колебания количества выпадающих осадков, от 180 до 425 мм в год. Зимы здесь довольно холодные: сумма отрицательных температур —140°, средняя температура января —1°, число вегетационных зим не превышает 50%, нередки годы с наличием снегового покрова. Осенне-зимний период 1968 г. был теплее,

чем обычно, а количество атмосферных осадков было близко к средней многолетней норме.

В Сырдарьинском округе (Сырдарьинская область Узбекистана) нами были обследованы два района: Фаришский и Голодной степи. Для первого из них, расположенного вдоль северных склонов Нуратинского хребта, характерно наличие настоящих зим продолжительностью до 1.5 месяцев. Сумма отрицательных температур достигает —200°. Вегетационных зим



Продолжение рисунка.

около 45%. Все эти климатические особенности характерны и для Голодной степи. По данным метеостанции Джизак, в осенне-зимний период 1967/68 гг. средние месячные температуры были выше многолетних, а количество осадков несколько меньше среднего (см. рисунок).

На юге республики, в Сурхандарьинской области, мы посетили Сурхандарьинский природный округ, который в пределах Узбекистана занимает часть Южнотаджикистанского физико-географического региона, где обследованы районы по нижнему и среднему течению р. Сурхандарьи.

Замкнутость Сурхандарьинского округа обусловливает некоторые его специфические черты и в первую очередь мягкость температурного режима зимы; средние температуры января положительные (2.5°), снеговой покров обычно отсутствует. Сумма отрицательных температур составляет всего —30°. Число вегетационных зим доходит до 100%. Количество осадков, выпадающих в равнинной и предгорной частях округа, колеблется от 150 до 350 мм.

По данным метеостанций Шурчи и Ширабад, продолжительность засушливого периода в 1967/68 гг. была близка к средним многолетним показателям, но среднемесячные температуры воздуха были на 2—3° выше многолетней нормы. Количество осадков, выпавших за весь осенне-зимний период, вдвое превысило годовую норму, в октябре их выпало даже в 11.5 раза больше нормы (см. рисунок).

В Кашкадарьинском округе нашим маршрутом были охвачены Китаб-Шахризябский и Гузарский географические районы, расположенные к северу от Сурхандарьинского округа и несколько отличающиеся от него. Так, для равнинных и предгорных частей этих районов характерна положительная средняя температура января (1.0°). Холодные зимы бывают редко, а вегетационные зимы составили 70% от числа лет наблюдений. Годовая норма осадков — около 190 мм, в предгорьях до 500 мм.

Гузарский природный район отличается от Китаб-Шахризябского меньшим количеством осадков (280 мм), более высокими температурами летнего периода и бо́льшим процентом вегетационных зим (около 80). По данным метеостанций Карши и Гузар, в 1967/68 гг. количество атмосферных осадков за осенне-зимний период было близко к средней норме и лишь январь был довольно сухим; средние температуры воздуха превышали норму на 1—4°.

Характеристику состояния зимневегетирующей растительности по отдельным районам удобнее начать с севера Бухарской области, которая лежит на стыке северных и южных пустынь Средней Азии. Зимняя вегетация здесь ограничена, но все же за два года предыдущих маршрутных поездок в этих районах выявлены 104 вида растений, способных вегетировать во время зимних оттепелей.

В Бухарской области нас интересовала возможность зимней вегетации растений в гипсовой пустыне, где количество видов вообще невелико, а число представителей эфемеретума весьма ограничено. Наблюдения были проведены на протяжении 100-километрового маршрута от с. Шафрикана к северу до гор Кульджуктау. Маршрут пересек ряд растительных сообществ на слабо закрепленных маломощных песках, на опесчаненных серобурых почвах и хрящевато-щебнистых поверхностях. Оказалось, что на 27 февраля 1968 г. здесь не вегетировало ни одно растение. Отсутствие зимней вегетации в этом году объяснялось сухостью почвы и воздуха в течение осенне-зимних месяцев, а не термическим режимом, так как при более благоприятных условиях режима влажности зимняя вегетация в этих районах нами наблюдалась в предыдущие годы (Бурыгин и Маркова, 1968).

Однако на опесчаненной подгорной равнине вдоль восточных склонов хр. Кульджуктау (участок № 1 Пустынной станции Института ботаники АН УзССР) в конце февраля наблюдалось отрастание эфемероидов и появление всходов эфемеров, причем фазы вегетации у большинства растений наступили на 20—30 дней раньше, чем обычно. Здесь 1 III 1968 был сделан учет биомассы полынно-эфемерового сообщества на мелкоземистой почве; было получено 32 г воздушно-сухой биомассы с 1 м². На обследованном участке старые экземпляры полыни отросли на 1—2 см, тогда как их однолетние проростки находились в фазе 3—8 настоящих листьев, достигая 3 см высоты. Пустынная осока *Carex pachystylis* J. Gay имела 3—4 хорошо развитых листа, частично обмороженных на концах, многие экземпляры ее вступили в фазу колошения. Мятлик *Poa bulbosa* L. образовал 6—7 листьев длиной 5—6 см, совершенно не поврежденных морозами. *Tulipa turkestanica* Rgl. и *Leontice ewersmannii* Bge. находились в фазе начала цветения. Однолетники *Bromus tectorum* L., *Eremopyrum hirsutum* (Bertol.) Nevski, *Rochelia cardiosepala* M. Pop. et Zak. и *Koelpinia linearis* Pall. были представлены проростками с 1—6 настоящими листьями при высоте 1—3 см.

На сухих западных склонах хр. Кульджуктау вегетация растений на 1 марта наблюдалась только по днищам саев и в нижней части склонов,

где в силу благоприятных условий поверхностного стока влажность почвы была значительно выше, чем на прилегающих равнинах.

Описания, сделанные в западной части хр. Кульджуктау в 5 км от Пустынной станции Института ботаники АН УзССР, показали, что в зависимости от экспозиции склона и условий поверхностного стока выход биомассы с 1 м² колебался от 111 до 147 г. На этом участке цвели: *Leontice ewersmannii* Bge., *Tulipa turkestanica* Rgl. и *T. lehmanniana* Merckl., *Chorispora tenella* (Pall.) DC., *Nonea caspica* (Willd.) G. Don, *Leptaleum filifolium* (Willd.) DC., *Cerastium inflatum* Link, *Holosteum polygamum* C. Koch, *Alyssum desertorum* Stapf, *Ceratocephalus orthoceras* DC., а вегетировали: *Aristida plumosa* L., *Cousinia hamadae* Juz., *Scorzonera sericeolanata* (Bge.) H. Krasch. et Lipsch., *Carex physodes* M. B., *Lappula microcarpa* (Ledeb.) Gürke, *Bromus* sp., *Delphinium* sp., *Artemisia* sp., всего 21 вид.

Слабее зимняя вегетация растений протекала на юге Бухарской области, на границе с Кашкадарьинской (Уртачуль). Здесь 27 февраля на серобурых хрящеватых и слегка опесчаненных почвах, в сингреново-илаково-партековой группировке (с *Convolvulus hamadae*, *Carex physodes*, *Astragalus villosissimus*) пустынная осока в основном уже приступила к колошению, но размеры растений были мизерными, 1—2 см. Однолетники были представлены только всходами *Bromus tectorum* L., *Koelpinia linearis* Pall. и *Eremopyrum* sp. Из многолетников *Gagea capusii* Terr. была в полном цвету. В связи с разреженностью эфемерового покрова на этих почвах выход биомассы составил 72 г с 1 м².

Еще южнее, на территории Кашкадарьинской области, на участке маршрута от Карши до г. Гузара, пересекавшем равнины, занятые различными ассоциациями гипсофильного типа,—солянково-эфемерово-полынными (с *Artemisia diffusa*, *Carex physodes*, *Eremopyrum hirsutum*, *Salsola sclerantha*, *Gamanthus gamocarpus*, *Halimocnemis longifolia*), кейреуково-эфемерово-полынными (с *Artemisia diffusa*, *Carex physodes*, *Eremopyrum hirsutum*, *Salsola rigida*) и другими, мы всюду наблюдали отрастание полыни и эфемероидов, а также всходы однолетников.

Приводим данные о составе и биомассе вегетирующей растительности на различных исследованных участках. Так, на серобурых песчаных почвах в солянково-эфемерово-полынной группировке в 27 км к северо-западу от г. Гузара выход биомассы составил 232 г с 1 м². Здесь отросли *Carex pachystylis* J. Gay, *Poa bulbosa* L., *Acanthophyllum* sp.; однолетники были представлены растениями с 2—8 парами настоящих листьев, при росте в 2—4 см, это были *Alyssum desertorum* Stapf, *Leptaleum filifolium* (Willd.) DC., *Galium* sp.

Характер зимней вегетации растений формации гипсофильной растительности изучался нами также в ассоциации с преобладанием *Convolvulus hamadae*, *Cousinia resinosa*, *Ammothamnus lehmannii* на серобурых хрящеватых суглинистых почвах в 14 км к северо-западу от г. Карши; выход биомассы был невелик, 72 г, что объясняется малым количеством эфемеров.

Помимо гипсофильной растительности гипсированных пустынных почв, нами была обследована и псаммофильная растительность.

На маломощных равнинных слабо закрепленных песках в 15 км к западу от ст. Мубарек были взяты пробы в эфемерово-сингреново-джузгуновой ассоциации (с *Calligonum microcarpum*, *Astragalus villosissimus*, *Carex physodes*, *Bromus tectorum*). Выход биомассы здесь оказался весьма незначительным, 13 г с 1 м², что объясняется разреженным стоянием илака *Carex physodes* M.B., который был единственным вегетирующим видом в момент обследования. Другие эдификаторы этого типа растительности были еще в состоянии покоя.

Значительно богаче был видовой состав зимневегетирующих растений на бугристо-грядовых песках на юге Сурхандарьинской области (район Учкызылского водохранилища). Здесь в джузгуново-илаково-белосаксауловой ассоциации (с *Haloxylon persicum*, *Carex physodes*, *Calligonum setosum*, *C. elatum*) вегетировали *Carex physodes* M. B., *Poa bulbosa* L.,

Ephedra strobilacea Bge., *Arthrophytum lehmannianum* Bge., *Artemisia* sp., а цвели *Scorzonera circumflexa* H. Krasch. et Lipsch., *Gagea olgae* Rgl., *Malcolmia africana* (L.) R. Br., выход биомассы составил 72 г с 1 м².

Вообще говоря, зимняя вегетация растений в Сурхандарьинской области в зиму 1968 г. была довольно интенсивной. Это объясняется как южным положением района, отличающегося большим количеством вегетационных зим, так и тем, что здесь, на почвах сероземного типа, развита типичная эфемеровая растительность, представленная довольно большим видовым разнообразием.

Известно (Запрометова, 1956; Бурыгин, 1957; Нечаева, 1964; Маркова, 1966; Бурыгин, Запрометова, Маркова, 1968, и др.), что наибольшее количество зимневегетирующих видов растений Средней Азии относится именно к эфемеровому типу растительности, среди которого преобладают биологические формы озимых растений и «двуручек»; не случайно, что среди эфемеретума Сурхандарьинской области было встречено наибольшее количество вегетирующих видов.

Так, 26 II 1968 в районе г. Ширабада склоны холмов (особенно южной и юго-западной экспозиции) были покрыты сплошным зеленым ковром вегетирующих эфемеров, среди которого ярко выделялись цветущие многолетники *Gagea graminifolia* Vved., *Juno narbuti* (O. Fedtsch.) Vved., *Crocus korolkowii* Rgl. et Maw, *Tulipa turkestanica* Rgl., *Gagea capusii* Terr., из числа однолетников цвели *Erodium cicutarium* (L.) L' Hèrit., *Ceratocephalus orthoceras* DC., *Erophila minima* C. A. M., *Leptaleum filifolium* (Willd.) DC.. *Alyssum campestre* L. и др.

Осока пустынная была в фазе колошения при росте 4—8 см. Мятлик еще не достиг генеративной фазы развития, но имел 2—6 листьев до 4 см дл. Многолетние экземпляры полыни начинали отрастать, ее листочки были 2—3 см дл. Многие виды однолетников находились в фазе проростков. Всего в этом районе нами собрано 50 видов зимневегетирующих растений. Выход биомассы с 1 м² составил 215 г.

Хорошее развитие эфемеровой растительности мы наблюдали и выше, на склонах хр. Байсунтау. Так, например, в районе с. Сайроба, на высоте 1000 м над ур. м., 26 февраля с 1 м² было получено 145 г сухой биомассы. Здесь вегетировали 85 видов, причем новыми для нас зимневегетирующими видами оказались: *Taraxacum monochlamydeum* Hand.-Mazz., *Crocus korolkowii* Rgl. et Maw, *Colchicum oxyrrhynchum*, *Achillea santholina* L., *Scorzonera circumflexa* H. Krasch. et Lipsch., *Gynandriris maricoides* (Rgl.) Vved., *Sonchus asper* Hill, *Eremostachys napuligera* Franch., *Hypericum scabrum* L., *Delphinium semibarbatum* Bienert, *Ranunculus pinnatisectus* M. Pop. Итого в этом районе Сурхандарьинской области нами собрано 135 зимневегетирующих видов.

Интересно отметить, что местами, преимущественно на склонах холмов северо-восточной экспозиции, среди эфемеров наблюдались пятна пустынного мха *Tortula desertorum* Broth. Известно, что тортуля резко ухудшает водный режим почвы и весьма угнетает развитие других растений, поэтому пробы, взятые с участков, покрытых тортулей, давали меньший выход биомассы. Так, например, 27 февраля у с. Сайроб среди эфемеровой растительности с участием тортули выход биомассы с 1 м² составил всего 93 г, а видовое разнообразие определялось только 9 видами, причем эти растения отставали в своем развитии на 1—2 недели; осока имела всего 2—3 листочка и еще не приступила к генеративному развитию, экземпляры *Gagea capusii* Terr. только начали бутонизировать, а проростки *Spinacia turkestanica* Iljin образовали лишь первую пару настоящих листьев.

Прекрасное развитие эфемеровой растительности мы наблюдали и на подгорной равнине на типичных сероземах, окаймляющих северные склоны западной части Зеравшанского хребта в нескольких километрах к югу от г. Самарканда. Выход биомассы здесь составил 93 г с 1 м². В разгаре вегетации находились 35 видов растений, причем цвели *Gagea olgae* Rgl., *Erodium cicutarium* (L.) L' Hèrit., *Ceratocephalus orthoceras* DC., *Leptaleum*

filifolium (Willd.) DC., *Alyssum desertorum* Stapf и др. (всего 11 видов). Осока находилась в фазе колошения, и размеры ее листьев составили 2—4 см, причем они были повреждены морозами на 1/3 длины; мятлик не был поврежден морозами, и его листья достигали 4—5 см дл.

Севернее Самарканда, на подгорной равнине вдоль хр. Нуратау, тоже наблюдалась зимняя вегетация растений, однако в значительно более скромных размерах. Количество вегетировавших видов составило 24 (на первое марта 1968 г.), а выход биомассы — всего 68 г на 1 м². Полынь здесь еще не начала отрастать, а листья осоки и мятлика достигали всего 3—4 см дл., и к генеративному развитию эти растения не приступили. Объясняется это, возможно, небольшим количеством осадков, выпавших за осенне-зимний сезон этого года.

В несколько больших размерах зимняя вегетация наблюдалась по склонам и саям на северных склонах гор Нуратау, где влажность почвы была выше, чем на подгорных равнинах.

Так, например, в районе Гачасая, к югу от совхоза Кзылча, на 5 марта нами зарегистрировано 63 вида зимневегетирующих растений. Выход биомассы с 1 м² на склонах южной экспозиции составил 190 г, а на северных — 197 г; новыми для нас зимневегетирующими видами явились *Potentilla soongorica* Bge., *Tulipa lehmanniana* Merckl., *Corydalis ledebouriana* Kar. et Kir., *Hypogomphia turkestana* Bge., *Eremostachys eriocalyx* Rgl., *E. napuligera* Franch., *Oedibasis tamerlani* (Lipsky) Eug. Kor., *Geranium transversale* Vved. и др.

Осока как на северных, так и на южных склонах была в фазе колошения, хотя и имела листья, поврежденные морозами, размер надземной части ее составил 2—3 см. Мятлик, не поврежденный морозами, находился в фазе вегетативного роста и достигал 2—3 см дл. Большинство однолетних видов только прорастало.

В бугристо-грядовых песках к северу от гор Нуратау на 3 марта наблюдалось отрастание и даже цветение зимневегетирующих видов, но выход биомассы с 1 м² был всего лишь 88 г вследствие разреженности растительного покрова. Количество видов зимневегетирующих растений составило 32, из них новыми для района зимневегетирующими видами оказались *Scaligeria allioides* (Rgl. et Schmalh.) Boiss., *Aristida plumosa* L., *Iris longiscapa* Ledeb., *Allium sabulosum* Stev., *Astragalus turczaninovii* Kar. et Kir., *Cousinia sogdiana* Bornm., *Oedibasis* sp., *Bunium* sp.

Всего для Самаркандской области нами зарегистрировано 154 зимневегетирующих вида.

Выводы

Проведенные наблюдения показали, что зимняя вегетация растений в пустынных и предгорных районах Узбекистана — весьма распространенное явление, причем она в благоприятные годы охватывает огромную территорию от Центральных Кызылкумов до южных границ республики.

Всего для исследованного района нами выявлен 341 вид зимневегетирующих растений, из этого числа в момент обследования цвели 29 однолетних и 19 многолетних видов.

Зимняя вегетация проявляется наиболее ярко в южных районах республики, причем особенно много зимневегетирующих растений оказывается среди представителей эфемеретума, которые заселяют подгорные равнины и склоны лёссовых предгорий Средней Азии. Здесь в зимние месяцы хорошо отрастают и даже цветут многие однолетники и многолетники.

В меньших размерах зимняя вегетация растений наблюдается в песчаных пустынях и особенно в гипсовых, где представители эфемеретума вообще немногочисленны.

ЛИТЕРАТУРА

Бабушкин Л. Н. и Н. А. Когай. (1964). Физико-географическое районирование Узбекской ССР. Научн. тр. ТашГУ, 232. — Бурыгин В. А. (1957). О зимней вегетации растений в Южном Кзылкуме. Изв. АН УзССР. . . .—Бурыгин В. А.,

Н. С. Запрометова и Л. Е. Маркова. (1968). Характер роста и развития зимневегетирующих растений в 1965—1966 гг. В сб.: Полезные дикорастущие растения Узбекистана. — Запрометова Н. С. (1956). Основные растительные объекты, предназначенные для обогащения пастбищной растительности южных окраин Кзылкума. В кн.: Ботанические основы реконструкции пастбищ Южного Кзылкума. — Маркова Л. Е. (1966). Материалы по экологии эфемеров. В сб.: Материалы по биологии и физиологии пустынных растений, 1. — Нечаева Н. Т. (1964). О зимней вегетации эфемеровой растительности в Кара-Кумах. Тр. Туркм. н.-и. инст. животноводства и ветеринарии, II. — Walter H. (1955). Die Klimatogramme als Mittel zur Beurteilung der Klimaverhältnisse für ökologische vegetationskündliche und landwirtschaftliche Zwecke. Bericht d. Deutsch. Botan. Ges., 8.

Институт ботаники
Академии наук Узбекской ССР,
Ташкент.

(Получено 8 XII 1968).

SUMMARY

The article comprises some data on the accumulation of the biomass during the autumn and winter of 1967—1968 by winter-vegetating plants in deserts of different types (gypsum, sandy and ephemeral-plant deserts) and in the foot-hill regions of Uzbekistan.

УДК 581.526.535 (471.26)

А. А. Ниценко

МАТЕРИАЛЫ К ИЗУЧЕНИЮ РАСТИТЕЛЬНОГО ПОКРОВА КУРШСКОЙ КОСЫ (КАЛИНИНГРАДСКАЯ ОБЛАСТЬ)

С 1 рисунком

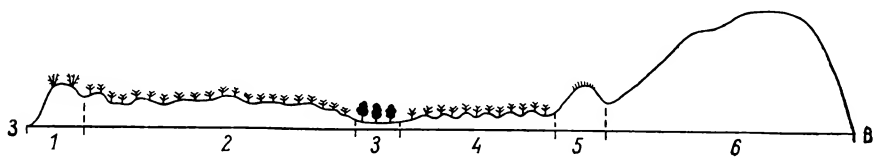
A. A. NITZENKO. A CONTRIBUTION TO THE KNOWLEDGE OF THE VEGETATIONAL COVER OF THE KURSH SPIT (KALININGRAD REGION)

Природа Куршской косы почти не освещена в советских работах, что совершенно понятно, так как до Отечественной войны эта территория не принадлежала СССР. В работах БИН АН СССР (Леонтьев, 1956; Матвеева, 1956) коса не затронута, хотя работы посвящены растительности Калининградской области. Статьи литовских исследователей (Янкаускас, 1953; Дауетас, 1956; Гаель, Дауетас и др., 1959; Дагис, 1965, и др.) касаются только северной части косы. Имеющиеся же немецкие работы трудно использовать, так как, во-первых, описание и классификация в них ведутся по системе Браун-Бланкэ, а поэтому выделенные единицы трудно сопоставлять с описанными по обычным методам советских геоботаников, а во-вторых, они основаны на материалах 20-х и 30-х годов и сейчас уже устарели (Steffen, 1931; Regel, 1935; Paul, 1944, 1953; Passarge, 1964). Позже на косе были проведены на больших площадях новые посадки и работы по закреплению песков, заметно изменившие облик многих ее мест. Кроме того, естественные процессы перемещения дюн, развевания песков в одних местах и закрепления их растительностью в других и т. д., в подобных условиях идут очень быстро и могут за несколько десятков лет совершенно изменить местность. Дюны на косе передвигаются на 3—12 м в год, а западный берег отступает на 1.5—2 м (Paul, 1944). Поэтому изучение Куршской косы, и в частности ее растительного покрова, представляет несомненный интерес, тем более, что вся история косы — это в сущности история борьбы с ветровой эрозией. В настоящей статье излагаются результаты изучения растительности ключевого участка в южной части косы, близ пос. Фрингилла.

Куршская коса протянулась между Куршским заливом и открытым морем узкой полосой в 94 км дл. и от 0.5 до 3.5 км шир. На истории ее образования мы останавливаться не будем, так как она освещена в литературе (Кравченко, 1955). Укажем лишь, что она представляет собою дюнный барьер, постепенно перемещающийся к востоку вследствие перевевания песка господствующими ветрами западных направлений. Пески, слагающие косу, в основном плохо отсортированы, разнозернисты, но почти лишены пылеватых частиц и глинистых примесей, преимущественно кварцевые, хотя местами и содержат зерна других минералов. Геоморфологически коса делится на несколько продольных полос (см. рисунок).

Главный дюнный гребень тянется вдоль восточного берега; его вершины достигают высоты 40—60 м и являются крупнейшими дюнами Европы. Склон, обращенный к заливу, крутой, а внутренний — пологий. Вся средняя полоса, т. е. основное пространство косы, по существу не что иное, как растянутый песчаный шлейф, оставленный за собою перемещаю-

щимся дюнным «хребтом»; мезорельеф волнистый, так как и тут до закрепления песков растительностью проявлялось действие ветра, собирающего песок в продольные складки. Поэтому плоские параллельно вытянутые валы чередуются с узкими длинными ложбинами между ними; имеются также котловины выдувания. Ширина валов и ложбин обычно колеблется в пределах от 3—4 до 10—15 м, а разность высот от 0.5 до 1.5 м. В восточной части, под склонами дюнного гребня, где мезорельеф еще молод, валы и понижения чередуются довольно правильно и однообразно. Ближе к морю первоначальные формы уже расплылись и преобладают беспорядочные сочетания более или менее сглаженных котловин выдувания и зачатков дюнных нагромождений, а разности высот доходят до 3—4 м и более. Со стороны моря вдоль всей косы проходит искусственный песчаный вал около 8 м выс., созданный и закрепленный в середине прошлого столетия. Сейчас он тоже несколько расплылся и к нему местами прислонились гирлянды вторичных небольших дюн. За этим валом лежит уже полоса при-



Схематический поперечный профиль через Куршскую косу.

1 — приморский вал с отдельными фрагментами ивняков; *2* — полоса слабохолмистого рельефа с посадками сосны горной и ели; *3* — понижение, занятое преимущественно черноольшатниками; *4* — полоса чередующихся валов и понижений с молодыми посадками сосны обыкновенной; *5* — останец, заросший волоснецом; *6* — основной дюнный гребень, почти не зарастающий. Горизонтальный масштаб 1 : 10 000; вертикальный масштаб 1 : 1000.

морского пляжа. Таким образом, на всем протяжении коса как бы обрамлена двумя горными цепями в миниатюре — высокой со стороны залива и низкой со стороны моря. Надо еще упомянуть, что в составе косы имеются два бывших острова, впоследствии соединившихся с берегом и между собой этой полосой песков — более крупный в районе пос. Рыбачий и меньший в южной части косы; здесь рельеф ровный и почвы суглинистые.

Не́когда коса была покрыта лесом, но затем в результате вырубок и пастьбы скота пески обнажились и пришли в движение. В 1605 г. облесенность косы составляла 75%, а в 1834 г. — всего 10% (Paul, 1944). Около 1803 г. начались работы по облесению и закреплению песков, и к концу XIX в. уже имелись значительные посадки сосны, посевы волоснеца *Elymus arenarius* L. и песколюба *Ammophila arenaria* (L.) Link, был создан упомянутый вал, а в понижениях среди успокоившихся песков развились черноольшатники. При этом для посадок применялась преимущественно сосна горная *Pinus montana* Mill. После Великой Отечественной войны советскими специалистами посадки были продолжены, но сейчас на засаженных местах в основном произрастает сосна обыкновенная *Pinus silvestris* L. Кроме того, в послевоенные годы использовалась также верба *Salix acutifolia* Willd., которая из посадок широко распространилась и на естественные участки. На исследованном участке смешанные мелколесья-кустарники из сосны и вербы сейчас занимают основную площадь, что̀ и составляет главное отличие теперешнего растительного покрова косы от картины, описанной в упомянутых немецких работах. Другое отличие — присутствие на дюнах группировок *Elymus giganteus* Vahl, ввезенного из Астраханской области в 50-х годах (Гаель и др., 1959) и теперь местами натурализовавшегося. Другие растительные ассоциации и формации, насколько можно судить по характеристикам, сделанным иными методами, сохранились примерно в том же виде, хотя, очевидно, многие типы ранних стадий зарастания теперь развиваются на других местах, а прежние перешли в другие фазы. Однако отсутствие фиксированных пробных площадей не позволяет, к сожалению, установить происшедшие изменения прямым методом.

Исследованный ключевой участок в общем довольно типичен для косы в целом. Он расположен близ пос. Фрингилла в 11 км к югу от Рыбачьего. Ширина косы здесь около 1.7 км, а на север и юг изученный район простирается от поселка на 1—1.5 км. Пробные площадки закладывались по возможности квадратным методом, размером 10×10 м для травянистых ассоциаций и 20×20 для лесных, но в ряде случаев (при узких лентообразных контурах сообществ) имели вытянутую форму, а иногда, при наличии мозаики мелких пятен, не достигали этих размеров, а включали весь фитоценоз полностью. Всего на изученной территории сделано 175 полных описаний, не считая дневниковых записей.

Остановимся на растительности и процессах ее развития для различных геоморфологических элементов в отдельности.

Высокий дюнный гребень близ залива почти не зарастает, так как песок все время перевевается ветром. Здесь селятся лишь группы рассеянных однолетников, главным образом *Cakile baltica* Jord., *Linaria loeselii* Schweigg., *Corispermum intermedium* Schweigg.

Слабо заросли и подветренные склоны приморского вала. В средней же части косы на более или менее успокоенных песках местами уже развились мелколесья и настоящие леса. На исследованном участке в восточной части, со стороны залива, сосредоточены молодые посадки сосны обыкновенной и вербы *Salix acutifolia* Willd. Местами они еще представляют просто рядки всходов сосны не более 30 см выс. в возрасте 2—3 года, смешанные с вербой, а местами — мелколесья в возрасте до 10 лет и высотой до 3—4 м, из которых верба уже выпала. В западной части посадки старше, и близ моря встречаются густые заросли горной сосны *Pinus montana* ssp. *mughus* — кустарниковая форма, а также участки, засаженные *Pinus montana* ssp. *uncinata*, *P. nigra* Arn., *Picea canadensis* Sarg., с примесью *Picea pungens* Engelm. и фрагменты зарослей *Salix daphnoides* Vill., которая в восточной части отсутствует. В средней части встречаются также участки березняков, причем не производные, а возникшие в результате самооблесения при зарастании защищенных от ветра полян и луговин после создания вокруг них защитных полос сосновых посадок (Paul, 1953), а в старых успокоенных котловинах выдувания и вообще в понижениях с близкими грунтовыми водами развились довольно мощные и густые черноольшатники до 20 м выс. Если к этому добавить поляны и луговины, образовавшиеся на открытых, но защищенных от ветра местах, и отличающиеся редким, ксерофилизированным травостоем, то этим общая картина растительности исследованного участка исчерпывается. Перейдем к более детальной характеристике.

Как уже говорилось, основной дюнный гребень не зарастает; его открытые высокие склоны — арена постоянных песчаных бурь, и лишь немногие однолетники, быстро развивающие глубокий корень и имеющие короткий цикл развития, вырастают здесь рассеянными экземплярами, успевают обсеменится, а затем отмирают и выдуваются ветром. На первом месте здесь стоит *Cakile baltica* Jord. — самый характерный вид блуждающих дюн. Ряд авторов указывает, что она требует органического вещества и на побережьях связана с местами, где песок перемешан с гниющими водорослями. Но здесь об этом не может быть и речи, так как она встречается и на высоте более 20 м, и на обратных склонах дюн в расстоянии более 0.5 км от берега, куда остатки водорослей не могут и заноситься, поскольку ветер дует в сторону моря. Возможно, что ее поселение в таких местах связано с помётом чаек, которые часто подолгу сидят на дюнах огромными стаями.

Кроме морской горчицы, для подвижных дюн характерны *Linaria loeselii* Schweigg. и *Corispermum intermedium* Schweigg., однако встречающиеся в гораздо меньшем количестве. Из многолетников здесь появляется только *Elymus giganteus* Vahl — вид, интродуцированный на косу и широко расселившийся. Его всходы местами появляются в изобилии, но только в нижних частях и у подножий склонов дюн, обращенных в сторону от моря. В отличие от однолетников, волоснец при своем появ-

лении закрепляет субстрат, так как его стебли обладают высокой способностью прорастать вверх сквозь засыпающий их песок; такие погребенные стебли уходят вглубь на 2—3 м и более. Поэтому вокруг групп волоснеца образуются своеобразные «микродюны»; развевание песка замедляется, и холмик, поросший волоснецом, остается на месте в то время, как остальные дюны передвигаются дальше на восток. Такие «отставшие» останцы — плоские холмики до 4 м выс., разделенные ложбинами выдувания, — окаймляют гирляндой все подножие внутреннего склона дюнного гребня, покрытие волоснеца здесь достигает 25—30%, и останцы отчетливо видны зелеными островками на фоне почти голых песков.

Однако основные процессы зарастания протекают на волнистой равнине, начинаясь сразу после ее оставления дюнным гребнем. Здесь пионерами выступают тот же *Elymus giganteus*, *Artemisia campestris* L., *Festuca arenaria* Osbeck ex Retz., *Astragalus arenarius* L., *Tragopogon heterospermus* Schweigg., *Anthyllis maritima* Schweigg., *Hieracium umbellatum* L. f. *dunale* (*Hieracium dunale* G. W. Meyer).

На этой стадии появляются вскоре и всходы *Salix acutifolia*, которая местами высаживалась для закрепления песков, а затем, уже в послевоенное время, быстро распространилась (в старых работах о ней не упоминается). К ней примешиваются невысокие серебристые кусты *Salix repens* f. *arenosa*. Однако сукцессии травяного покрова продолжаются независимо от появления ив; по-видимому, сквозной полог кустов влияет очень слабо, так как обычно следующая стадия наступает еще при очень редком пологе, а часто и до появления ив. Эта следующая фаза очень определенна; основную роль в ней играют три вида — булавоносец *Corynephorus canescens* (Bernh.) P. B. (сугубо западный вид), букашник *Jasione montana* L. и *Astragalus arenarius* L., причем первый наиболее обычен и покрывает до 30% площади своими рыхлыми дернинками. Преобладает большей частью именно он, реже букашник. Астрагал, как правило, уступает им по обилию. Но все переходы очень постепенны и можно наблюдать целую гамму травостоев букашниково-булавоносцевых с астрагалом, булавоносцево-букашниковых с астрагалом, астрагалово-булавоносцевых с букашником и т. п. На этой стадии общее покрытие травостоя достигает 60% и появляются пятна мха *Ceratodon purpureus*, занимающие до 30% площади. Намечается образование примитивного гумусового горизонта до 2—3 см мощностью, хотя и очень слабо выраженного.

Дальнейшие естественные фазы, вероятно, были бы представлены ивняками, но на исследованном участке именно на этой стадии были произведены посадки сосны, причем местами молодые сосенки еще не переросли иву, а местами уже образовали густые молодняки, в которых ивы сохранились в виде примеси или вовсе выпали. Все это образует своеобразный континуум, в котором древесный полог меняется от вербнякового до соснового, а травяной и моховой покровы в свою очередь образуют целую гамму вариантов. Представление об этом континууме лучше всего дает сводная таблица описаний, расположенных в порядке убывания роли вербы и возрастания роли сосны (табл. 1).

Из табл. 1 ясно видно однообразие травяного покрова, ограниченного небольшим и повторяющимся набором видов. Из 17 описаний во всех встречен *Astragalus arenarius* (покрытие до 15%, чаще меньше), в 16 — *Corynephorus canescens* с покрытием до 40%, *Jasione montana* с покрытием до 30% и *Hieracium umbellatum*; в 15 — *Artemisia campestris*, в 8 — *Trifolium arvense* L. с покрытием иногда до 10%. Из других видов характерны *Epipactis rubiginosa* Crantz, *Oenothera biennis* L., *Thymus serpyllum* L., менее характерны *Arabis arenosa* (L.) Scop., *Viola litoralis* (L.) Bigelow, *Tragopogon heterospermus*. Однообразие флористического состава хорошо иллюстрируется тем, что в 17 описаниях отмечено всего 24 вида высших травянистых растений при среднем количестве в одном описании 8 видов. Примечательно, что почти нет особенностей, которые нарастали бы с уве-

ТАБЛИЦА 1

Сводные описания вербняково-соснового континуума

Номер описания	8	10	46	49	48	12	14	9	18	19	44	11	16	17	13	39	47
Состав древостоя	10B	10B+C	10B+C	10B+C	7B, 3C	6B, 4C	5B, 5C	6C, 4B	6C, 4B	8C, 2B	10C	10C	10C	10C	10C	10C	10C
Сомкнутость	0.1	0.4	0.3	0.5	0.5	0.4	0.5	0.3	0.5	0.6	0.6	0.8	0.5	0.1	0.1	0.5	0.1
Высота преобладающая (в м)	0.4	1.5	0.4	0.5	0.4	0.6	0.4	0.4	1.5	1.5	3.0	0.4	1.7	0.8	0.4	2.5	0.3
Возраст сосны (в годах)	—	—	—	—	—	4—5	4—5	4	7	?	8	4	7—8	5—6	4—5	8—9	3
Покрытие травяного покрова (в %)	45—50	35—40	25—30	25—30	15	30—35	40—45	20	50	60	20	30	50	40	30—35	45—50	20—25
Ammophila arenaria	—	—	—	—	—	+	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Anthyllis maritima	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Arabis arenosa	—	—	—	—	—	—	—	—	+	+	+	—	—	—	—	+	—
Artemisia campestris	+	+	+	—	+	+	+	+	—	+	+	+	+	+	+	+	+
Astragalus arenarius	+	+	0—5	10—15	0—5	5	5	+	+	+	+	+	+	+	+	0—5	0—5
Calamagrostis epigeios	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—
Carex arenaria	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—	+	—	—	—	—
Corynephorus canescens	34—40	30—35	20	5—10	10	25	15—20	15	25	—	15	25	40	20	25	25—30	15—20
Elymus giganteus	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—
Epipactis rubiginosa	—	+	—	—	+	—	—	+	+	+	—	—	—	+	—	—	—
Erigeron acer	—	—	—	—	—	—	—	—	+	+	—	—	—	—	—	—	—
Festuca arenaria	—	—	—	—	+	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—
Fragaria vesca	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—
Hieracium umbellatum	+	+	—	+	+	+	+	+	+	5	+	+	+	+	+	+	+
Jasione montana	+	+	5	10	—	+	20	+	25	30	0—5	+	5	10—15	5	10—15	+
Linaria loeselii	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+
Oenothera biennis	+	—	—	—	—	+	+	—	—	—	—	—	—	—	+	+	+
Rumex acetosella	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—	+	—	—	—	—
Sedum acre	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—
Thymus serpyllum	—	—	—	—	—	—	+	—	+	—	0—5	—	+	—	—	—	+
Tragopogon heterospermus	+	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—	+	+	—	—	—	—
Trifolium arvense	—	—	—	+	—	—	+	—	+	5—10	+	—	+	—	—	+	+
Vicia lathyroides	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—
Viola litoralis	—	—	—	—	+	—	+	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—
Покрытие мохово-лишайникового покрова (в %)	—	—	—	10	—	—	—	—	—	34—40	40	—	—	5	—	40—45	—
Ceratodon purpureus	—	—	—	10	—	—	—	—	—	35—40	40	—	—	—	—	30	—
Cladonia fimbriata	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	5—10	—
C. sylvatica	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	0—5	—
Hypnum cupressiforme	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—
Polytrichum piliferum	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	5	—	—	—

личением роли сосны в сравнении с ивами, кроме развития в отдельных случаях мохового покрова, появления ягелей и *Thymus serpyllum*.

Действительно, дальнейшие сукцессии ведут именно к ягельно-тимьяновым сосновым мелколесьям, очень однообразным, которые занимают большие площади во всей средней части косы. Им легко дать общую характеристику без составления таблицы (было сделано 13 описаний). Пять описаний сделано в сплошных сосняках, в пяти соотношение сосны и ивы — 9/1, в трех — 8/2. Сомкнутость везде от 0.4 до 0.7, чаще 0.5—0.6, причем рядовая посадка уже не бросается в глаза. Высота сосны неравномерная, на одной площадке колеблется очень сильно, но чаще всего — 1.5—2 м; возраст обычно 8—10 лет. Покрытие травяного покрова 45—85%, в среднем около 60%, а мохово-лишайникового обычно в пределах 20—30%, иногда до 60%. Флористическое однообразие и здесь очень резко выражено, но число видов несколько большее; в 13 описаниях отмечено 48 видов высших растений, в среднем по 15 на описание. Везде присутствует *Thymus serpyllum* с покрытием 35—60%, в среднем около 45%. Везде отмечен также букашник, оставшийся в наследство от предыдущей фазы, с покрытием 5—10%, иногда до 20%. В 12 описаниях из 13 отмечен астрагал с покрытием местами до 5%, но чаще единично, а также единично встречается *Hieracium umbellatum*, зато *Corynephorus* выпадает скорее и отмечен единично лишь в половине описаний. В 11 описаниях имеется *Fragaria vesca* L., появление которой характерно для фазы букашниково-тимьяновых и тимьяновых сосняков; ее покрытие достигает местами 15%. Не менее как в 8—10 описаниях из 13 отмечены *Carex arenaria* L. (иногда с покрытием до 20%, но чаще там, где менее обилен тимьян), *Trifolium arvense* (иногда до 10%), а также характерный для этой стадии *Calamagrostis epigeios* (L.) Roth, единичны *Artemisia campestris*, *Helichrysum arenarium* (L.) DC. Часто встречаются *Oenothera biennis*, *Viola litoralis*, *Sedum acre* L., *Hypericum perforatum* L., *Arabis arenosa*, *Vicia lathyroides* L., *Rumex acetosella* L., *Melampyrum pratense* L. Из новых видов этой фазы следует отметить также *Hieracium pilosella* L., *Polypodium vulgare* L., *Linaria vulgaris* Mill., *Verbascum thapsus* L., *Pyrola media* Swartz. *Veronica officinalis* L.

В ягельно-моховом покрове иногда еще преобладает *Ceratodon purpureus*, но чаще всего *Cladonia sylvatica*, отмеченная во всех описаниях, кроме одного, и покрывающая до 25% площади. Отмечались также *C. rangiferina*, *C. mitis*, *C. fimbriata*, *Peltigera canina*, *Pleurozium schreberi*, *Dicranum scoparium*, *Hypnum cupressiforme*.

В этих молодняках местами уже образуется подстилка до 1—2 см мощностью, а гумусовый горизонт имеет светло-серую окраску и достигает 2—4 см.

Таким образом, основной ход изменений идет следующим образом: вербняки букашниковые и булавоносцевые с астрагалом → вербняки с сосной такие же → сосняки с вербой такие же с участием тимьяна и ягелей → сосняки ягельно-тимьяновые с букашником. К сожалению, дальнейшие изменения с возрастом сосны на исследованном участке не представлены.

Иначе идет закрепление песков на скатах приморского вала и примыкающих к нему дюнных образований. Здесь иной состав флоры. Если для первых стадий заселения дюн у залива наиболее характерны *Cakile baltica*, *Linaria loeselii*, *Corispermum intermedium*, *Elymus giganteus*, то близ моря все они отступают на задний план, а главную роль начинают играть вовсе не встреченные на восточной стороне *Ammophila arenaria* (L.) Link, *Lathyrus maritimus* (L.) Bigelow и *Ammodenia peploides* (L.) Rupr., а также *Elymus arenarius* L. и *Petasites spurius* (Retz.) Rchb.; вблизи залива эти виды отмечены лишь кое-где, единично, на плоском бечевнике у самой воды, но не на дюнах. Вместе с тем здесь характерны *Artemisia campestris*, *Hieracium umbellatum*, *Festuca arenaria*, *Carex arenaria*, *Anthyllis maritima*, *Oenothera biennis*, *Epipactis rubiginosa*, *Eryngium maritimum* L.

В пятнах мохового покрова господство в приморской полосе решительно переходит от *Ceratodon purpureus* к *Polytrichum piliferum*.

Первые стадии зарастания представлены зарослями *Ammophila arenaria* и *Elymus arenarius*; иногда оба вида смешаны, но чаще наблюдается мозаика мелких пятен чистых зарослей, чередующихся с голым песком. Встречаются также пятна зарослей *Lathyrus maritimus*, которые часто, достигая нескольких метров в поперечнике, представляют собой один экземпляр — куртину. Реже в качестве первых группировок выступают куртины *Ammodenia peploides*, и совсем редко — *Petasites spurius*. Чаще все эти виды внедряются в заросли злаков, образуя второй ярус. В дальнейшем этот второй ярус развивается, а злаки исчезают, причем *Elymus* гораздо быстрее, тогда как *Ammophila* оказывается более устойчивой. Поэтому в зарослях волоснеца другие виды встречаются обычно в виде примеси, тогда как часто можно наблюдать полидоминантные ценозы с остаточным обилием *Ammophila* и обилием *Hieracium umbellatum*, *Lathyrus maritimus*, *Petasites spurius*, *Ammodenia peploides*, *Oenothera biennis*, *Artemisia campestris*, *Carex arenaria*, *Festuca arenaria* (последние два вида иногда тоже образуют куртины на голом песке в котловинах развевания; в тех же условиях встречаются чистые сообщества из *Viola litoralis*). В дальнейшем роль *Carex arenaria* усиливается и появляются пятна мхов, чаще всего, как уже говорилось, *Polytrichum piliferum*, но иногда и *Ceratodon purpureus*.

На этой стадии появляются всходы ив, но близ моря это почти исключительно *Salix daphnoides* Vill. В травяном покрове появляются: булавоносец (однако лишь изредка и в небольшом количестве), *Astragalus arenarius*, *Jasione montana*, *Epipactis rubiginosa*. По-видимому, в дальнейшем эти сообщества могут переходить в редкотравья с участием булавоносца, букашника, астрагала и песчаной осоки, но пока такие стадии едва намечены; чаще густо разрастаются ивы, затеняющие травы и исключающие более светолюбивые виды. Вероятно, играет роль и образование мертвого покрова из опавших листьев, который в таких ивняках очень развит. Иногда всходы ив появляются и на более ранних стадиях, прямо в куртинах *Lathyrus* или даже в зарослях *Elymus* и *Ammophila*. Разрастаясь, ивы закрепляют песок и прорастают сквозь толщу его, сопротивляясь засыпанию, поэтому ивняки из *Salix daphnoides* сосредоточены большей частью на плоских холмиках до 3—4 м выс., разделенных ложбинами выдувания. Эти заросли обычно состоят из одной лишь ивы; сомкнутость в ивняках достигает 0.8—0.9; высота ив от 3 до 6 м. Мертвый покров из листьев покрывает до 85% почвы, а редкий травяной покров всего лишь 20—25%, причем преобладает *Lathyrus maritimus*, лучше других сохраняющаяся в таких условиях. Довольно обильна бывает *Hieracium umbellatum* (покрытие до 5%), а также *Festuca arenaria*; единично встречаются *Vicia lathyroides* L., *Arabis arenosa* (L.) Scop. Моховой покров почти исчезает.

Дальше линии естественного развития не прослеживаются, поскольку в полосе близ моря, как уже говорилось, расположены сравнительно старые посадки пород-экзотов, а поэтому ход сукцессии прерывается. Однако образовавшиеся ассоциации экзотов сами по себе представляют большой интерес. Здесь можно выделить насаждения горной сосны, черной сосны и канадской ели.

Горная сосна представлена преимущественно кустарниковой формой *Pinus montana* ssp. *mughus*, образующей почти непроходимые заросли. Густо переплетающиеся ветви начинаются почти у самого основания ствола. Других древесных пород здесь, как правило, нет. Почва густо засыпана хвоей (покрытие мертвого покрова 75—100%). Естественно, что моховой покров развит слабо, а травяной почти не развит. О характере этих зарослей дает представление таблица пяти сводных описаний (табл. 2).

Из табл. 2 видно, что «верным» видом является *Hieracium umbellatum*; характерны также *Arabis arenosa* и *Fragaria vesca* (единственный вид,

ТАБЛИЦА 2

Насаждения горной сосны *Pinus montana* ssp *mughus*.

Номер описания	14	34	81	89	97	98
Состав древостоя	10C	10C	10C	10C	10C	10C
Сомкнутость	1.0	0.9	1.0	1.0	0.9	0.9
Высота преобладающая (в м)	3	2	2.5	3	4	4
Покрытие травяного покрова (в %)	+	0—5	10	+	+	15
Hieracium umbellatum	+	+	+	+	+	+
Galium erectum	+	—	—	—	—	—
Arabis arenosa	—	+	—	+	+	—
Fragaria vesca	—	+	5—10	+	—	10—15
Polypodium vulgare	—	—	—	+	—	—
Artemisia campestris	—	—	—	+	—	—
Vicia lathyroides	—	—	—	—	+	+
Carex arenaria	—	+	—	—	—	—
Покрытие мохового покрова (в %)	—	—	15	10—15	—	10
Pleurozium schreberi	—	—	15	10	—	10
Dicranum scoparium	—	—	—	0—5	—	—

встречающийся не отдельными единичными экземплярами, а местами дающий хоть какое-то покрытие). Любопытно также, что мхи здесь представлены обычными лесными видами во главе с *Pleurozium schreberi*.

Реже встречаются рощицы из *Pinus montana* ssp. *uncinata*. Сомкнутость здесь тоже колеблется в пределах 0.8—1.0, но высота достигает 5—6 м и к основной породе примешиваются *Pinus nigra* и *Picea canadensis*. Травяной покров носит совершенно такой же характер, но моховой более развит и достигает покрытия до 35—40%. И здесь представлены лесные мхи, но набор их больше, преобладают *Pleurozium schreberi*, *Hylocomium proliferum*, встречаются *Dicranum scoparium*, *Dicranum undulatum*.

Очень похожи на насаждения из горной сосны также и сосняки из *Pinus nigra*. Сомкнутость здесь того же порядка, 0.8—1.0; высота сосны до 5 м, сильно развит мертвый покров из хвои. В травяном покрове — *Hieracium umbellatum*, *Vicia lathyroides*, *Fragaria vesca*, *Polypodium vulgare* L., *Hypopitys monotropa* Crantz, все единично. Моховой покров покрывает до 30% и состоит из того же *Pleurozium schreberi* с участием *Dicranum scoparium*.

Из этих описаний видно, что эдификаторная роль сосен-экзотов гораздо выше, чем у сосны обыкновенной. Их полог гораздо гуще, травяной и моховой покровы развиты много слабее и состав их определеннее.

Ельники состоят из *Picea canadensis* Sarg., местами с единичной примесью *P. pungens* Engelm. Сомкнутость 0.9—1.0; высота елей 6—10 м. В подлеске отмечены кусты *Mahonia aquifolia* Nutt., также экзота, интродуцированного на косе. Травяной покров здесь более развит (покрытие от 25 до 45%); в нем постоянна и всегда преобладает *Fragaria vesca*. Это, по существу, ельники зеленомошно-земляничные. Часто встречается *Hieracium umbellatum*, отмечались *Arabis arenosa*, *Ramischia secunda* (L.) Garke, но видовой состав и здесь крайне бедный, 2—3 вида на площадке описания. Моховой ковер покрывает 30—50%; в нем также преобладает *Pleurozium schreberi*, реже *Hylocomium proliferum*, встречаются *Dicranum undulatum*, *Hypnum cupressiforme*, *Mnium* sp.

Как уже упоминалось, в средней части косы нередки участки березняков и черноольшатников. Березняки довольно разнообразны, грубо их можно разбить на полевицевые (с *Agrostis capillaris* L.) и марьянниковые (с *Melampyrum pratense* L.), но ясной границы между этими типами нет, так как в первых почти всегда присутствует марьянник, а во вторых —

полевица. Местами к березе примешиваются осина и рябина. Это густые лески, с сомкнутостью 0.8—0.9; высота березы от 5—7 до 14—15 м. В подлеске часто группы кустов *Salix repens* f. *arenosa*, а иногда кусты *Rosa cinnamomea* L., *Berberis vulgaris* L., *Juniperus communis* L. Почвы дерновые, с маломощным гумусовым горизонтом до 8—10 см, иногда слабо оподзоленные. Покрытие травяного покрова обычно от 75 до 100%. Различий в его составе между полевицевыми и марьянниковыми березняками не наблюдается; по-видимому, эти категории следует рассматривать как континуум в пределах одной крупной ассоциации. Помимо полевицы и марьянника, большую роль играют *Fragaria vesca*, *Calamagrostis arundinacea* Roth; нередко достигает высокого обилия ежевика *Rubus caesius* L. Отмечались также *Vicia lathyroides*, *Pyrola minor* L., *P. media* Swartz, *P. rotundifolia* L., *Arabis arenosa*, *Veronica chamaedrys* L., *Equisetum silvaticum* L. Моховой покров почти неразвит.

Черноольшатники на исследованном участке — наиболее старые и сформированные леса. Высота ольхи достигает до 20—22 м, сомкнутость 0.7—0.9. В подлеске встречаются рассеянные кусты черемухи, красной смородины, магонии, барбариса. В густом и буйном травяном покрове господствуют крапива *Urtica dioica* L. и ежевика; местами преобладает одна, местами другая, но опять-таки между крапивными и ежевичными черноольшатниками наблюдается вся гамма переходов. Почти везде по земле стелется *Stellaria media* L., встречается группами *Erodium cicutarium* (L.) L' Her.; оба вида достигают 15% покрытия. Отмечены также *Geum rivale* L., *Lycopus europaeus* L., *Solanum dulcamara* L., *Lysimachia vulgaris* L., *Galeopsis tetrahit* L., *Agrostis alba* L. Моховой покров почти неразвит; чаще других образует пятна *Climacium dendroides*. Встречаются также фрагменты черноольшатников с господством *Calamagrostis lanceolata* Roth. Почвы в черноольшатниках торфянисто-перегнойные, но мощность их невелика — обычно под торфянистым слоем на глубине 10—12 см лежит слой темного гумусированного песка мощностью 8—9 см, а ниже уже идет обычный песок, не измененный морфологически.

Обращает на себя внимание полное отсутствие в исследованных лесах и мелколесьях широколиственных пород и их спутников. Действительно, на косе они встречаются только на глинистых «островах», упомянутых выше.

Остается сказать несколько слов о песчанистых лужках на защищенных от ветра полянках среди леса. Состав их очень пестрый. Здесь встречаются: из злаков *Arrenatherum elatius* (L.) Presl, *Festuca arenaria*, *Poa angustifolia* L., часто встречается *Carex arenaria*, а из разнотравья нередко обильны *Hypericum perforatum* L., *Galium erectum* Huds. (эти два вида особенно характерны), *Jasione montana*, *Helychrysum arenarium* (L.) DC., *Rumex acetosella*, *Linaria vulgaris*, *Astragalus arenarius*, *Plantago lanceolata* L., *Achillea millefolium* L., *Trifolium arvense*, *Corynephorus canescens*. Встречается иногда *Lotus corniculatus* L. Обычно обильны и лесные (полянно-опушечные) виды — *Fragaria vesca*, вблизи сосновых опушек куртины *Thymus serpyllum* и т. п.

Такова общая характеристика растительности исследованного участка Куршской косы и основные линии сукцессий, которые удалось здесь проследить. В дальнейшем стоит задача исследования растительного покрова на всем пространстве косы, так как уже из этого краткого описания ключевого участка видно, какой огромный интерес оно представляет. Здесь может быть освещен целый ряд вопросов, имеющих теоретическое и практическое значение, а именно: 1) процессы естественного зарастания песков и их особенности в разных условиях; 2) эффективность различных типов искусственных посадок для борьбы с ветровой эрозией — бичом Куршской косы и многих других местностей подобного характера; 3) различия растительности и ее динамики в зависимости от местных географических особенностей, в частности вблизи моря и у залива, который фактически пресноводен; 4) возможности создания новых растительных ассоциаций из пород-экзотов, их формирование и своеобразие их особен-

ностей в зависимости от свойств пород; 5) процессы одичания интродуцированных видов и перспективы внедрения в местную флору нужных дополнительных компонентов.

Все эти вопросы еще ждут дальнейшего изучения.

ЛИТЕРАТУРА

Гаель А. Г., М. С. Дауетас и В. В. Лукошюс. (1959). Актуальные вопросы закрепления песков Куршской косы. Лесное хозяйство, 6. — Дагис И. К. (1965). Приспособления растений дюн Балтийского побережья к суровым условиям среды. Проблемы современной ботаники, 2. — Дауетас М. (1956). О закреплении и облесении приморских песков Литовской ССР. Лесное хозяйство, 2. — Кравченко А. И. (1955). Состав и происхождение дюнных песков Прибалтики. Изв. ВГО, 87, 1. — Леонтьев В. Л. (1956). Некоторые особенности лесов Калининградской области. Тр. БИН АН СССР, серия 3, «Геоботаника», 10. — Матвеева Е. П. (1956). Ботанико-кормовое районирование Калининградской области. Тр. БИН АН СССР, серия 3, «Геоботаника», 10. — Янкаускас М. (1958). Пески Куршю-Неринга, их закрепление и облесение. Тр. Литовской с.-х. академии, I. — Passarge H. (1964). Pflanzengesellschaften der nordostdeutschen Flachlandes. — Paul K. H. (1944). Morphologie und Vegetation der Kurischen Nehrung, 1. Nova acta Leopoldina (Abhandl. der Leopold.-carolinisch. deutsch. Akad. der Naturforscher), 13, 96, Neue Folge. — Paul K. H. (1953). Morphologie und Vegetation der Kurischen Nehrung, 2. Nova acta Leopoldina (Abhandl. der deutsch. Akad. der Naturforscher zu Halle), 16, 113, Neue Folge. — Regel K. (1935). Über die Gliederung der Strandvegetation an der nordeuropäischen Küsten. Memoranda Soc. Fauna et Flora fennica, 12. — Steffen H. (1931). Vegetationskunde von Ostpreussen. Pflanzensoziologie, 1.

Ленинградский государственный университет.

(Получено 10 VI 1967).

SUMMARY

Both the processes of natural colonization of the dune sands and their anchoring by afforestation in the Kursh Spit (Kaliningrad Region) were studied. The primary stages of dune fixation are characterized by thickets of *Ammophila arenaria*, *Elymus arenarius*, *E. giganteus* and *Lathyrus maritimus*. On the arrested sands there develop communities with the predomination of *Corynephorus canescens*, *Jasione montana* and *Astragalus arenarius*. Willow stands are also formed during these stages. The forests are represented by planted stands of *Pinus silvestris*, *P. montana*, more rarely *P. nigra*, *Picea canadensis* and by natural *Betula pubescens* and (in depressions) *Alnus glutinosa* woods.

УДК 582.475 (235.216)+(235.221)

Э. Л. Березин

ВИДОВОЙ СОСТАВ ПОПУЛЯЦИЙ ЕЛИ В ЛЕСАХ ТЯНЬ-ШАНЯ И ДЖУНГАРСКОГО АЛА-ТАУ

С 7 рисунками

E. L. BEREZIN. THE SPECIES COMPOSITION OF SPRUCE POPULATIONS IN THE FORESTS OF TIAN-SHAN AND DZUNGARIAN ALA-TAU MTS.

Вопрос о видовой принадлежности ели, образующей леса горных систем Тянь-Шаня и Джунгарского Ала-Тау, имеет более чем вековую историю. Но надо прямо признать, что чем больше появляется публикаций на эту тему, тем менее ясным становится наше представление о систематике елей этого региона. К настоящему времени отсюда описано четыре вида ели: ель Шренка *Picea schrenkiana* Fisch. et Mey. (1842), ель тянь-шаньская *P. tianschanica* Rupr. (Osten-Sacken u. Ruprecht, 1869), ель Роберта *P. robertii* Vipp. (Виппер, 1948) и ель стелющаяся *P. prostrata* K. Isak. (Исаков, 1962). Кроме этого, для Джунгарии В. Л. Комаров (1934) указывает присутствие ели сибирской *P. sibirica* Ledeb.

Такое обилие видов на сравнительно небольшой территории отнюдь не является следствием особо энергично идущих здесь видообразовательных процессов. Оно объясняется совершенно неудовлетворительным состоянием наших знаний о полиморфизме популяций елей Тянь-Шаня. Отсутствуют даже попытки охарактеризовать выделенные таксоны как целостные макроструктуры, как категории, представляющие собой сложные морфобиологические и ботаникогеографические системы. По существу при выделении видов чаще описывались не таксоны как системные категории, а собранные в разных популяциях случайные особи, и их характеристика выдавалась за характеристику вида.

Наибольшие разногласия возникли вокруг вопроса, следует ли считать тянь-шаньскую ель самостоятельным видом? До появления региональных «Флор» почти все ботаники и дендрологи нашей страны пришли к мнению, что ель тянь-шаньская ничем не отличается от ели Шренка и название, присвоенное ей Ф. И. Рупрехтом, использовали в качестве синонима ели Шренка (Сапожников, 1904; Липский, 1911; Вольф, 1925; Аболин, 1930; Дзенс-Литовская, 1934; Попов, 1940; Серебряков, 1945; Павлов, 1948; Васильев, 1949; Каппер, 1954; Мушегян, 1962, и многие другие). Некоторые авторы, в частности Д. И. Литвинов (Litvinow, 1922), В. Д. Городецкий (1934), И. В. Выходцев (1966) принимают ель тянь-шаньскую за самостоятельный вид. Б. А. Быков (1950), П. П. Поляков и Н. В. Павлов (1956) считают, что в Тянь-Шане распространен один вид ели — ель Шренка, имеющий западно-тянь-шаньскую географическую расу *P. schrenkiana* Fisch. et Mey. ssp. *tianschanica* Bykov. Г. Ф. Протопопов (1952) признает три вида: ель Шренка, ель тянь-шаньскую и ель Роберта.

Причины такого неодинакового подхода к систематике тянь-шаньских елей во многом связаны с тем, что все таксономические описания основывались на ограниченном и случайном фактическом материале,

собранном без какой-либо определенной системы, которая бы давала возможность составить представление о структуре и объеме видов. В качестве диагностических признаков большей частью использовались показатели, подверженные значительной изменчивости, и поэтому требующие точных биометрических оценок. Степень изменчивости признаков указывалась приближенно, без математической обработки и часто ошибочно.

Описания составлены так, что даже ель Шренка трудно отличить от ели сибирской и, хотя сомнений в ее реальности до сих пор не возникало, правомерность постановки такого вопроса вряд ли можно оспаривать. Во всяком случае требуются более убедительные доказательства видовых отличий ели Шренка от ели сибирской и выявление более четких диагностических признаков. Ведь даже такой «характерный», как полагали вначале, признак — отсутствие опушенности побегов у ели Шренка, оказался неверным.

В описании имеются только два-три отличительных признака: различия в размерах хвои и шишек и указание на то, что у ели Шренка наружный край чешуи в средней части несколько уплощен. Первые два количественных признака использовать для диагностики невозможно, так как они заходящие, а последний неопределенен и обнаруживается далеко не у всех особей.

Часто автор, описывающий новый вид, не может сразу дать ему подробную характеристику, так как это требует специальных сборов, большого труда и времени. Но если это не сделано сразу, все равно необходимо принять меры для полного и всестороннего изучения и описания вида. Без этого реальность вновь выделенного вида будет находиться под сомнением. Именно в таком положении оказались все ели, описанные из Тянь-Шаня.

С 1960 года в связи с разработкой вопросов селекции на Алма-Атинской лесной опытной станции Казахского научно-исследовательского института лесного хозяйства ведутся работы, направленные на изучение полиморфизма и закономерностей изменчивости ели в локальных, экологических и географических популяциях горных систем Казахстана и Киргизии. К настоящему времени специальными экспедициями собрана и в значительной мере обработана коллекция, отражающая изменчивость различных признаков более чем у 600 деревьев ели из Южного Алтая, Джунгарского Ала-Тау, Северного, Внутреннего и Западного Тянь-Шаня. Для сравнения собраны образцы ели сибирской в Красноярском крае. Изучается изменчивость более 25 количественных и примерно такого же числа качественных показателей шишек, семенных чешуй, хвои, почек, семян и крылаток. Обработка полученной информации производится на электронно-вычислительной машине.

Изучение закономерностей варьирования признаков в локальных популяциях и анализ особенностей их географической изменчивости показывают, что многие морфологические признаки генеративных и вегетативных органов у ели Шренка и у ели сибирской образуют схожие динамические серии, что говорит о близком генетическом родстве этих видов. Вместе с тем обнаруживаются признаки расходящиеся, образующие иные системные ряды.

Видовую обособленность ели Шренка от ели сибирской подтверждают исторически сложившиеся разграниченные ареалы этих видов с разнотипными условиями обитания, наложившими свой отпечаток на действие отбора, структуру популяций и биологию видов.

Несмотря на значительный полиморфизм, свойственный любому сложившемуся виду, и необычайную пестроту экологических условий, популяции ели Шренка в Джунгарском Ала-Тау и Северном Тянь-Шане образуют довольно гомогенную и ясно очерченную видовую систему. Совершенно иная картина наблюдается в популяциях ели, распространенных в Западном и Внутреннем Тянь-Шане. Анализ изменчивости морфологических признаков в этих популяциях и особенностей пространственного размещения елей с разными признаками на территории назван-

ных географических провинций дает доказательства того, что еловые леса Западного и Внутреннего Тянь-Шаня слагаются популяциями, имеющими сложную гетерогенную таксономическую структуру, образованную представителями двух различных генетических групп: ели Шренка и ели, относящейся к другому виду.

Тщательное изучение особей, относящихся к этим группам, сравнение их признаков с признаками елей, имеющих географически близкие ареалы, показало, что одна из групп имеет много черт, сходных с елью гималайской *Picea morinda* Link.

Нельзя не признать, что Ф. И. Рупрехт (Osten-Sacken u. Ruprecht, 1869) был недалек от истины, когда описывал ель тянь-шаньскую как таксон, отличный от ели Шренка. Он не ошибался, когда отмечал, что такие признаки, как размер шишек и чешуй, строение выступающего наружу края чешуй у ели тянь-шаньской и ели Шренка различны. Но он не обратил внимания на сходство описываемой им ели с елью гималайской, а сравнивал ее с елью Шренка, тогда как для обоснования правомерности выделения *P. tianschanica* Rupr. в ранг вида надо было доказать ее отличие от ранее описанной *P. morinda* Link. Указание на то, что ель тянь-шаньская имеет красные чешуи, наводит на мысль, что он имел в виду пурпурный оттенок, который появляется у высохших чешуй на внешней поверхности в их нижней части, т. е. в той части чешуи, которая до созревания семян бывает прикрыта нижерасположенными чешуями.

Удивительно, что Ф. И. Рупрехт, описавший ель тянь-шаньскую по сборам Ф. Остен-Сакена, оставил без внимания его замечание о том, что растительность высокогорий Внутреннего Тянь-Шаня имеет черты, сходные с растительностью Гималаев (Osten-Sacken u. Ruprecht, 1869).

Несмотря на отсутствие сведений о популяционной изменчивости гималайской ели и затруднений, возникающих в связи с этим при оценке генетической, биологической и таксономической обособленностей ели тянь-шаньской, имеющийся в нашем распоряжении материал дает основание полагать, что последняя является географической расой ели гималайской. Даем ее описание. *Picea morinda* Link subsp. *tianschanica* (Rupr.) Berez. comb. n. — *P. tianschanica* Rupr., 1869 in Mem. Acad. sci. Petersb., VII ser., t. 14. № 4 : 42. — *P. schrenkiana* Fisch. et Mey. subps. *tianschanica* (Rupr.) Bykov, 1950, Еловые леса Тянь-Шаня : 22.

Тянь-шаньский подвид гималайской ели представляет собой дерево 30—40 м высоты, с конусовидной кроной и побегами с гребенчатым или ложногребенчатым (реже со щетковидным) типом ветвления. Характерными ее признаками являются: большая длина шишек и чешуй, которые много крупнее, чем у ели Шренка, веретенообразная, реже овально-яйцевидная форма шишек, относительно редкое расположение хвои на побегах и семенных чешуй на стержне шишек. Чешуи, расположенные в средней части шишек, имеют либо крутое, либо пологое закругление. Чешуи, находящиеся в верхней половине шишек, обладают более оттянутым (как бы заостренным) наружным краем (рис. 1, 2). Иногда встречаются особи, у которых шишки отличаются резко заостренными чешуями. Вероятно, они представляют собой оригинальную форму ели тянь-шаньской или же имеют гибридогенное происхождение и, возможно, образуют особую таксономическую группу.

У шишек с сомкнутыми чешуями выступающая наружу часть семенных чешуй выдвинута несколько больше, чем у ели Шренка (у некоторых особей это несомненно так). Объясняется это не столько тем, что наружный край у них имеет более крутой изгиб, как полагал Рупрехт, сколько тем, что у тянь-шаньской ели чешуи на шишках расположены реже, чем у ели Шренка (рис. 3, 4 и 5). Мнение, что наружный край чешуи у ели тянь-шаньской имеет утолщение и зазубрен, ошибочно. Обнаруживаемые иногда на внешнем крае чешуй щербинки представляют собой не зазубренность, а являются следствием растрескивания чешуй при их высыхании.

Хвоя у тянь-шаньского подвида гималайской ели немного длиннее, чем у ели Шренка, но короче, чем у ели гималайской. Почки лидирующих

побегов конусовидные, коричнево-бурые. Однолетние побеги на боковых ветвях крупные, опушенные, терракотовой окраски (у ели Шренка почки

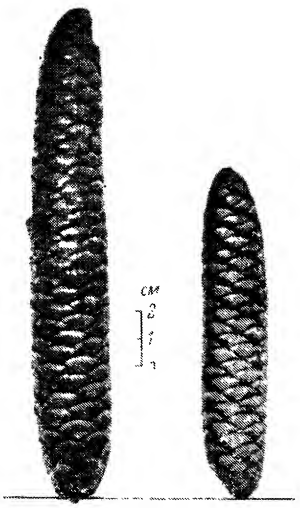


Рис. 1. Шишка тянь-шаньского подвида гималайской ели *Picea morinda* Link subsp. *tianschanica* (Rupr.) Berez. с сомкнутыми чешуями (максимальная и минимальная).

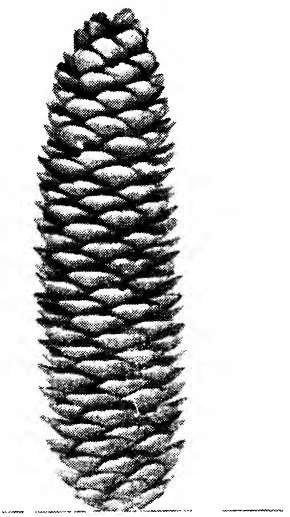


Рис. 2. Шишка тянь-шаньского подвида гималайской ели с открытыми чешуями

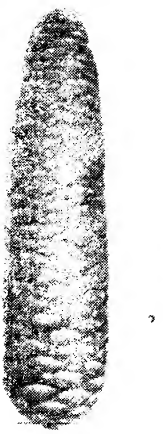


Рис. 3. Шишка ели Шренка *Picea schrenkiana* Fisch. et Mey. с сомкнутыми чешуями.

широко яйцевидно-конические или яйцевидно заостренные, рис. 7; побеги кремовые, голые или опушенные; семенные чешуи по внешнему краю полого, иногда круто закругленные).

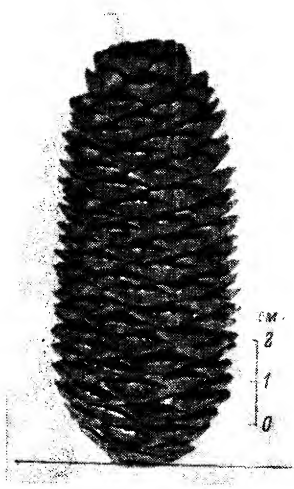


Рис. 4. Шишка ели Шренка с открытыми чешуями.

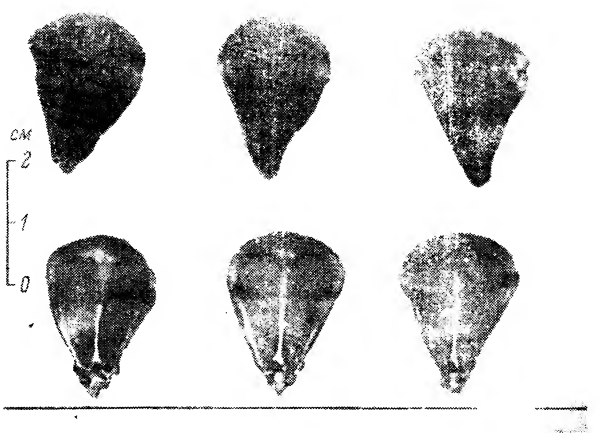


Рис. 5. Чешуи тянь-шаньского подвида гималайской ели.

Внешняя сторона высохших семенных чешуй у тянь-шаньского подвида гималайской ели в верхней части (выступавшей до развертывания шишек наружу) имеет блестящую поверхность и буро-желтую окраску,

а нижняя часть чешуй (та, что ранее была прикрыта другими чешуями) приобретает темно-пурпурный оттенок. У ели Шренка на внешней стороне высохших чешуй выступавшая ранее наружу часть имеет бистровую с матовым налетом окраску, а у основания она переходит почти в черную. Поверхность чешуй у тянь-шаньского подвида ели, как правило, несколько продольноморщинистая, а у ели Шренка она обычно гладкая.

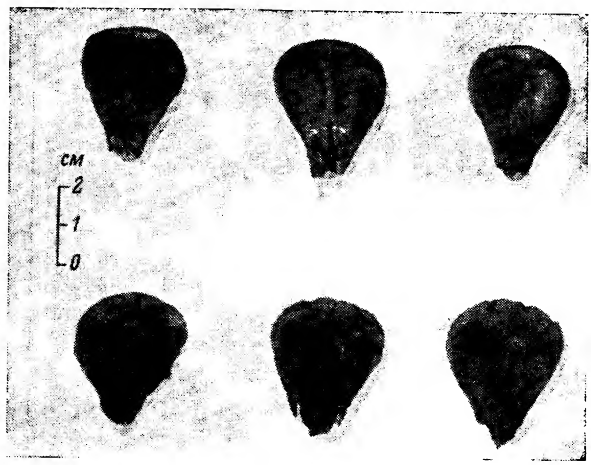


Рис. 6. Чешуи ели Шренка.

Сравнительная характеристика признаков ели Шренка, ели гималайской и его тянь-шаньского подвида приведена ниже в таблице. Признаки ели гималайской описаны по Я. Я. Васильеву (1949) и А. Л. Новикову (1967). Параметры признаков ели Шренка и тянь-шаньского подвида ели гималайской определены нами (для ели Шренка — из популяций Заилийского Ала-Тау на выс. 1600 м, для тянь-шаньской ели — из верховьев р. Афлатун на выс. 1650 м над ур. м.).

Как видно из таблицы, таксономическая близость тянь-шаньской и гималайской елей выражается в сходстве таких признаков, как размеры и форма шишек, величина и форма почек, форма и окраска побегов (рис. 7). В то же время этот комплекс признаков и ряд других показателей свидетельствует о том, что ель тянь-шаньская очень отличается от ели Шренка.

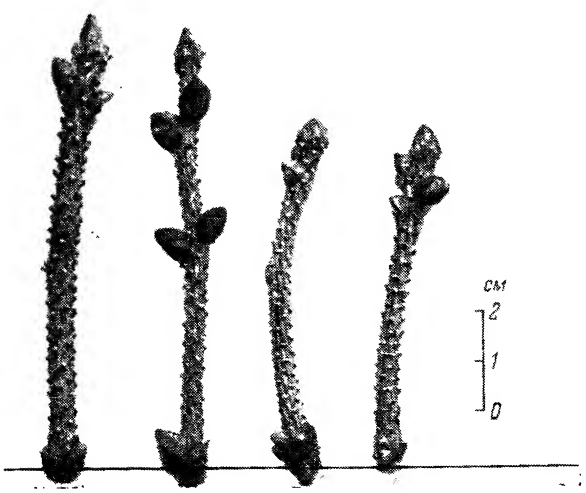


Рис. 7. Побеги тянь-шаньского подвида гималайской ели (слева) и ели Шренка (два правых). У обеих елей левый побег — ростовой, правый — мужской.

Немаловажным обстоятельством является и то, что тянь-шаньский подвид гималайской ели имеет свой ареал, южная граница которого близко подходит к северной границе ареала ели гималайской (расстояние между ними по прямой составляет примерно 300—500 км).

Наиболее типичные и многочисленные представители этого подвида обнаружены нами в верховьях р. Афлатун (южный макросклон Чаткальского хребта), где они образуют целые лесные массивы. В других местах Чаткальского хребта и в Таласском Ала-Тау древостои состоят из тянь-шаньского подвида ели гималайской, ели Шренка и массы промежуточных форм, образующихся в результате интрогрессивной гибридизации. Доля участия в древостоях елей того или иного вида и их гибридов в разных урочищах очень непостоянна. Тянь-шаньская раса гималайской ели

Сравнительная характеристика признаков ели Шренка, ели гималайской и тянь-шаньского подвида ели гималайской

Признаки	Ель Шренка	Тянь-шаньский подвид гималайской ели	Ель гималайская
Шишки			
Длина (в см)			
пределы варьирования	6.0—11.3	10.0 ±19.5	12.0—15.0
среднепопуляционная	8.4 ±0.11	11.90 ±0.25	—
Ширина с сомкнутыми чешуями (в см)			
пределы варьирования	1.7—2.8	2.0—3.3	3.0—4.0
среднепопуляционная	2.33 ±0.03	2.50 ±0.02	—
Отношение длины к ширине с сомкнутыми чешуями			
пределы варьирования	3.0—4.3	4.1—6.8	—
среднепопуляционное	3.6 ±0.05	4.7 ±0.11	—
Форма	Цилиндрические, несколько суживающиеся к вершине или овальные	Узкоцилиндрические (веретенообразные), реже овально-яйцевидные	Цилиндрические
Окраска в период созревания семян	Сливяно-черные, крайне редко зеленые	Сливяно-черные, реже зеленые	Зеленые
Число семенных чешуй на 1 см длины			
пределы варьирования	16.0—27.0	14.0—20.0	—
среднепопуляционное	21.60 ±0.39	18.20 ±0.33	—
Семенные чешуи			
Длина (в мм)			
пределы варьирования	12.0—19.0	16.0—25.0	—
среднепопуляционная	15.24 ±0.20	19.61 ±0.37	—
Ширина (в мм)			
пределы варьирования	10.0—18.0	13.0—19.0	—
среднепопуляционная	13.30 ±0.18	16.0 ±0.17	—
Длина выступающей наружу части чешуи (в сомкнутом состоянии) (в мм)			
пределы варьирования	3.9—5.4	4.5—6.8	—
среднепопуляционная	4.40 ±0.05	4.9 ±0.10	—
Окраска высохших чешуй с наружной (внешней стороны)			
в верхней части	Бистровые	Грязно-буро-желтые	—
в нижней части	Деревянисто-черные	Темно-пурпурные	—
Боковые побеги (однолетний прирост)			
Длина (в см)			
пределы варьирования	4.3—9.1	5.6—10.3	—
среднепопуляционная	6.50 ±0.21	7.80 ±0.21	—
Количество хвоинок на 1 см длины (в шт.)			
пределы варьирования	13—27	11—22	—
среднепопуляционное	20.20 ±0.52	15.80 ±0.50	—
Окраска (в сухом виде)	Кремовые	Терракотовые	Желтовато-коричневые
Опушенность	Опушенные или голые	Опушенные	Голые
Хвоя			
Длина (в мм)			
пределы варьирования	15.0—32.0	16.0—35.0	25—40 (50)
среднепопуляционная	20.30 ±0.42	23.20 ±0.54	—

Продолжение

Признаки	Ель Шренка	Тянь-шаньский подвид гималайской ели	Ель гималайская
Почки на боковых побегах (ростовые)			
Длина (в мм)			
пределы варьирования . .	4.0—6.8	5.4—9.2	До 8.0
среднепопуляционная . .	5.02 ±0.08	6.91 ±0.15	—
Форма	Широко яйцевидно-конические, реже яйцевидно-заостренные	Конусовидные	Яйцевидные, острые
Окраска	Желтовато-буроватые	Коричнево-бурые	Каштановые

наложила некоторый отпечаток и на структуру популяций ели во внутреннем Тянь-Шане, где она встречается в виде небольших вкраплений.

Ареал тянь-шаньского подвида гималайской ели охватывает территорию Западного Тянь-Шаня, Внутреннего Тянь-Шаня и Памиро-Алая.

В результате нашего анализа следует допустить, что современная структура популяций ели, в той части Тянь-Шаня, что находится в пределах нашей страны, сформировалась под влиянием древнего расселения и трансформации двух видов рода *Picea*: со стороны горных систем Алтая осуществилась мощная инвазия ели сибирского типа, а из Гималаев через цепи Памиро-Алая распространились популяции, родственные ели гималайской.

ЛИТЕРАТУРА

А б о л и н Р. И. (1930). От пустынных степей Прибалхашья до снежных вершин Хан-Тенгри. Тр. САГУ, Казахстанск. сер., 5. — Б о н д а р ц е в А. С. (1954). Шкала цветов. — Б ы к о в Б. А. (1950). Еловые леса Тянь-Шаня, их история, особенности и типология. — В а с и л ь е в Я. Я. (1949). Род *Picea* Dietr. — Ель. Деревья и кустарники СССР, 1. — В и п п е р Б. П. (1948). О среднеазиатских видах ели. ДАН СССР, LXI, 2. — В о л ь ф Э. Л. (1925). Хвойные деревья и кустарники европейской и азиатской частей СССР. — В ы х о д ц е в И. В. (1966). К вопросу классификации растительности Тянь-Шане-Алайского горного сооружения. Проблемы ботаники, VIII. — Г о р о д е ц к и й В. Д. (1934). Пособие по дендрологии для Средней Азии. — Д з е н с - Л и т о в с к а я Н. Н. (1934). Материалы для изучения еловых лесов Киргизской ССР. Тр. Инст. по изуч. леса, 1. — И с а к о в К. (1962). *Picea prostrata* K. Isak. Флора Киргизской ССР, X. — К а п п е р О. Г. (1954). Хвойные породы. — К о м а р о в В. Л. (1934). Род *Picea* Dietr. — Ель. Флора СССР, 1. — Л и п с к и й В. И. (1911). Лесная растительность Туркестана. Тр. по лесн. опытн. делу в России, 30. — М у ш е г я н А. М. (1962). Деревья и кустарники Казахстана, 1. — Н о в и к о в А. Л. (1967). Определитель хвойных деревьев и кустарников. Изд. «Высшая школа». — О с т е н - С а к е н Ф. Р. (1869). Поездка в Занарынский край летом 1867 г. Изв. имп. Русск. географ. общ., 11. — П а в л о в Н. В. (1948). Ботаническая география СССР. — П о л я к о в П. П. и Н. В. П а в л о в. (1956). Род *Picea* Dietr. — Ель. Флора Казахстана, 1. — П о п о в М. Г. (1940). Растительный покров Казахстана. Тр. КазФАН ССР, 18. — П р о т о п о п о в Г. Ф. (1952). Род *Picea* Dietr. — Ель. Флора Киргизской ССР, 1. — С а п о ж н и к о в Л. Е. (1904). Очерки Семиречья, 1, Джунгарские степи, Балхаш, Иссык-Куль, Центральный Тянь-Шань. Изв. Томск. гос. унив., XXVI. — С е р е б р я к о в И. Г. (1945). Биология тянь-шаньской ели и типы ее насаждения в пределах Заилийского и Кунгей Ала-Тау. Уч. зап. Моск. гос. унив., 82, Тр. Бот. сада, 5. — F i s c h e r F. E. et C. A. M e y e r. (1842). Novae plantarum species, nuperrime a Dr. Schrenk in Songaria lectae. Bull. Sci. Publ. Acad. I. Sci. St.-Petersb., X. — L i t w i n o w D. (1922). Schedae ad Herbarium florae Rossicae a Museo Botanico Academiae scientiarum Petropolitanae editum, XIII. — O s t e n - S a c k e n F. u. F. R u p r e c h t. (1869). Sertum tianschanicum. Botanische Ergebnisse einer Reise im mittleren Tian-Schan. Mem. Acad. I. Sci. St.-Petersb., VII ser., XIV, 4.

Алма-Атинская
лесная опытная станция
Казахского
научно-исследовательского института леса.

(Получено 21 III 1969).

SUMMARY

Phytogeographical variation in the populations of spruce was studied at the Alma-Ata Silvicultural Experiment Station, there being a collection illustrating the variety of different characters in over 600 spruce specimens from the southern Altai Mts., Dzungarian Ala-Tau, Northern, Inner and Western Tian-Shan Mts. The specimens of Siberian spruce from the Krasnoyarsk Territory were used for comparison. The variation of more than 25 quantitative and about as many qualitative characteristics of cones, seed scales, needles, buds, seeds and keyfruits was studied. The treatment of the information obtained was accomplished by means of an electronic computer.

A conclusion was drawn, that *Picea schrenkiana* and *Picea sibirica* form similar dynamic series, while the latter is a separate species divergent in a number of characters and biological features.

УДК 581.526.325

К. А. Кокин, Т. И. Кольцова и Т. В. Хлебович

СОСТАВ И ДИНАМИКА ФИТОПЛАНКТОНА КАРЕЛЬСКОГО ПОБЕРЕЖЬЯ БЕЛОГО МОРЯ

С 6 рисунками

K. A. KOKIN, T. I. KOLJTZOVA AND T. V. KHLEBOVICH. THE COMPOSITION AND THE DYNAMICS OF THE PHYTOPLANKTON ALONG THE KARELIAN COAST OF THE WHITE SEA

Начало исследований флоры Белого моря можно отнести к появлению в 1878 г. работы Х. Я. Гоби «Флора водорослей Белого моря», в которой было отмечено, что флора Белого моря обладает более арктическим характером, чем таковая у побережья северной Норвегии и Мурмана. В этом же году К. С. Мережковский (1878) приводит описание 38 видов диатомовых водорослей, а спустя четыре года Рейнгард (Reinhard, 1882) публикует общий список диатомовых Белого моря, включающий 63 вида. Список содержит перечень бентосных диатомей (преобладают виды сем. *Tabellariaceae*, сем. *Naviculaceae*, сем. *Nitzschiaceae*); пелагические виды, свойственные открытой части моря, практически в нем отсутствуют. Причину отсутствия планктонных видов следует искать в способе сбора материала: пробы отбирали не планктонной сетью, а драгой, попутно при ловле донных животных.

В работе Левандера (Levander, 1915—1916), проводившего сборы фитопланктона в районе карельского берега, впервые отмечены планктонные, главным образом неритические формы, характерные для бассейна Белого моря: *Dinobryon pellucidum* (Schutt) Lemm., *Ebria tripartita* (Schum.) Lemm., *Sceletonema costatum* (Grev.) Cl., *Rhizosolenia setigera* Bright., *Chaetoceros danicus* Cl., *Ch. criophilum* Cl., *Ch. similis* Cl., *Ch. laciniosus* Schütt, *Ch. subtilis* Cl., *Ch. wighamii* Bright., *Ch. gracilis* Schütt, *Thalassiosira nordenskiöldii* Cl., *Dinophysis norvegica* Clap. et Lachm., *Biddulphia aurita* (Lyngb.) Bréb. et Godey, *Peridinium pellucidum* (Bergh.) Schütt, *Ceratium longipes* (Bail.) Gran., *C. fusus* (Ehr.) Dujardin.

С 1920 г. начинается интенсивное изучение Белого моря экспедициями Гидрологического института, Северной научно-промысловой экспедиции и Государственного океанографического института.

В августе 1922 г. экспедиционное судно « Мурман» («Андрей Первозванный»), под руководством проф. К. М. Дерюгина, вышло в рейс по Белому морю, где было проведено 49 гидрологических и планктонных станций. Всего в ходе работы экспедиции за 1922—1924 гг. было получено и обработано 93 пробы планктона. Сборы проводились захлопывающейся планктонной сеткой по трем горизонтам: 0—10 м, 10—100 м, 100 м—дно. При обработке проб впервые была проведена приближенная количественная оценка собранного материала по трехбалльной шкале: «1» — в каждом препарате не более 10 экз., «2» — в каждом препарате более 10 экз., «3» — при наличии клеток данного вида в каждом поле зрения (Киселев, 1925; Дерюгин, 1928). Циклы развития организмов фитопланктона и изменение его состава

по сезонам не изучались, ввиду того что сборы производились по ходу судна.

Общий список фитопланктона, по Киселеву (1925) и другим авторам, включает жгутиковых — 4, кремнежгутиковых — 5, зеленых — 5, диатомовых — 129, перидиней — 40 видов. В это число вошли солоноватопресноводные виды и формы, найденные только в Горле Белого моря или в Воронке, и ряд прибрежных и придонных видов (эпифиты), по Киселеву «литоральных» — р.р. *Pleurosigma*, *Gyrosigma*, *Nitzschia*. Если из этого списка исключить чисто пресноводные виды и виды неясного экологического положения, то истинно планктонных видов в Белом море остается 105 (78 неритических видов и 27 океанических), которые распределяются по систематическим группам следующим образом (Усачев, 1947): жгутиковые — 1, кремнежгутиковые — 5, зеленые — 9, диатомовые — 61, перидиниевые — 29 видов.

Состав фитопланктона Белого моря весьма неоднороден, в нем присутствуют как арктические, так и бореальные формы (Киселев, 1925). Имеется значительная примесь как случайных — эпифитных и придонных видов, так и пресноводных форм, особенно в районах смешения пресных и морских вод. Исследования состава фитопланктона Малой Пирью губы в августе 1931 г. (Киселев, 1939) показали следующее соотношение видов. Морские виды: жгутиковые — 3, перидинеи — 31, диатомеи — 55; пресноводные виды: жгутиковые — 3, перидинеи — 1, диатомеи — 39, зеленые — 18, сцеплянки — 19, красные — 1, синезеленые — 21. Значительная часть пресноводных форм по мере удаления от берега быстро отмирает вследствие смешения пресных вод с морскими (Гостиловская, 1949). Однако некоторые пресноводные виды, очевидно, обладают значительной выносливостью и могут встречаться на большом удалении от берега (*Asterionella formosa*), особенно, когда они выносятся в море со льдами. В Мезенском заливе из 154 форм водорослей типично планктонных было только 69 (45%). Это объясняется тем, что фитопланктон Мезенского залива формируется под влиянием как морских вод (со стороны Горла и Воронки), так и впадающих в него рек. Большое воздействие на формирование планктона оказывает мелководность залива, сильная подвижность водных масс, обилие взвешенных частиц (Киселев, 1957).

По мнению Усачева (1947), в дальнейших исследованиях, очевидно, следует относить к истинно планктонным организмам формы, нормально вегетирующие лишь в толще воды во взвешенном состоянии. В число форм фитопланктона нельзя включать всё, что приносит планктонная сеть, нельзя смешивать в неопределенный комплекс биологически разнородные планктонные и бентосные формы.

Существенным недостатком исследований фитопланктона Белого моря прошлых лет является чисто описательная сторона работ, касающихся состава фитопланктонных организмов. Отсутствие количественных данных о составе фитопланктона в немалой степени явилось следствием неудовлетворительной методики сбора и обработки собранных проб. Так, сбор материала планктонными сетями не является наилучшим при количественном учете: при мелкой ячее сеть быстро забивается и перестает фильтровать, при крупной — организмы нано- и микропланктона проскакивают через нее.

На современном этапе развития гидробиологических исследований количественные методы являются основой изучения биологических явлений в водоеме. Это в полной мере следует отнести и к исследованию форм фитопланктонных сообществ, новообразующих в гидросфере органическое вещество. Наиболее простым и в то же время точным является осадочный метод количественого учета (Богоров, 1947; Усачев, 1961).

Помимо динамики численности фитопланктонных организмов, большой интерес представляет одновременная регистрация изменений в структуре сообщества, которые не следуют «параллельно» изменениям суммарной численности клеток. Это в первую очередь относится к таким параметрам, как суммарная биомасса и суммарная поверхность доминирующих форм,

величины которых зависят от качественного состава организмов, составляющих сообщество в момент его изучения. Важным показателем структуры планктонных сообществ является удельная поверхность входящих в него форм, которая может быть рассчитана по формуле:

$$S_v = \frac{S_1 n_1 + S_2 n_2 + \ldots + S_n n_n}{V_1 n_1 + V_2 n_2 + \ldots + V_n n_n} = \frac{\Sigma S_i n_i}{\Sigma V_i n_i},$$

где S_v — удельная поверхность планктонного сообщества; $S_i n_i$ — суммарная поверхность вида, входящего в состав сообщества; $V_i n_i$ — суммарная биомасса (по объему) вида, входящего в состав сообщества.

Таким образом, величина S_v является характеристикой активной (ассимилирующей) поверхности некоторой усредненной единицы биомассы. Совершенно очевидно, что S_v будет в первую очередь функцией размера форм, составляющих сообщество; эта величина изменяется от некоторого максимума при доминировании в сообществе мелких форм (нано- и микропланктон) до некоторого минимума при доминировании крупных форм в момент изучения.

Задачей наших исследований явилось изучение численности фитопланктона и ее сезонных изменений у Карельского прибрежья Кандалакшского залива Белого моря (губа Чупа, мыс Картеш) за два полных вегетационных периода (май—сентябрь 1967 г. и апрель—октябрь 1968 г.). Помимо этого, были рассчитаны величины суммарных биомасс, поверхности и удельной поверхности доминирующих форм фитопланктона, изменяющиеся в течение изученных вегетационных периодов.

Исследования велись на декадной точке Беломорской биологической станции Зоологического института АН СССР «Картеш» с борта э/с «Профессор Месяцев». Работа проводилась в составе экспедиции по изучению роли фотосинтеза в продуктивности морей под руководством В. Д. Федорова (Московский государственный университет).

Методика исследований

Пробы брались еженедельно (1967 г.) и дважды в неделю (1968 г.) батометром объемом в 1 л с поверхности (0.5 м), фиксировались люголем (Untermohl, 1958) и отстаивались в течение 5 суток. Затем трубкой, затянутой газом № 67, сливался средний слой пробы, остаток пробы взбалтывался и переливался в маленькую склянку объемом в 50 мл, банка споласкивалась частью слитой воды, которая сливалась в склянку (Богоров, 1947). Отбор пробы для подсчета количества организмов (клеток, колоний) проводился штемпель-пипеткой объемом в 1 мл и подсчет велся в камере Кольквитца, просчитывались четыре пробы (при малом количестве фитопланктона). При значительном числе организмов просчитывались три пробы в камере Нажотта объемом в 50 мм^3, в сетке которой были сделаны крупные линии по серединам полей, что позволяло, в случае необходимости, просчитывать не всю камеру, а $^1/_2$ или даже $^1/_4$ ее объема. Количество клеток каждого вида в пробе пересчитывалось на 1 л. По окончании подсчета в пробу добавлялось 2—3 капли 40%-го формалина. Для качественного учета с борта корабля в том же районе проводились регулярные горизонтальные ловы планктона качественной сетью (газ № 39 в 1967 г. и № 61 в 1968 г.), что позволило составить общий список форм, включающий часть видов, не учтенных количественными сборами. Определение поверхности и объема проводилось под микроскопом, измерялись от 20 до 50 клеток каждой формы, которые и приравнивались к различным геометрическим фигурам или их комбинациям для расчета значений V_i и S_i. Для проверки правильности рассчитанных значений V_i проводилось параллельное определение объемов доминирующих форм фитопланктона по методу Ломана (Lohmann, 1908), изготовлялись модели из пластилина. Близкие значения V_i, полученные обоими способами, свидетельствовали, что выбор соответствующих геометрических фигур был произведен правильно.

Гидрологические особенности района исследования

По схеме типологического деления морских водоемов арктической, субарктической и бореальной областей Белое море относится к высокоарктическим, эпиконтинентальным водоемам, приближаясь к таким морям, как Карское, Лаптевых и др. (Зенкевич, 1947).

Однако температурный режим и распределение солености различных участков моря весьма неоднородны и находятся в зависимости от ряда гидрологических факторов. В мелководных районах Белого моря при сложном рельефе дна с многочисленными банками и островами, под влиянием приливных и отливных течений возникают сильные токи, перемешивающие всю массу воды и вследствие этого усредняющие температуру и соленость по вертикали в прибрежных районах. В районах больших глубин прогревается только слой 0—25 м. В. В. Тимонов (1947) указывает, что типичной температурой глубинных вод Белого моря можно считать температуру —1,4°. Он нашел, что глубинные холодные воды бассейна и Кандалакшского залива ежегодно формируются зимой из сильно охлажденных вод Горла Белого моря. Губа Чупа, в которой проводились наши исследования, является достаточно глубоководным районом: у выхода к открытой части моря (у о. Илейки) глубины достигают 100 м. Глубина на декадной станции составляла 65 м. Изменение температуры в течение вегетационных периодов 1967 и 1968 гг. показано на рис. 1. Температурный режим воды на декадной станции в значительной степени зависит от состояния ледового покрова, его толщины, скорости таяния и пр. Летний сезон 1967 г. отличался весьма высокими температурами (до 17°) с начала июня вплоть до конца сентября, тогда как в 1968 г. температура поверхностного слоя воды была значительно ниже. По гидрологическим данным, губа Чупа (у мыса Картеш) приближается к условиям открытой части бассейна Белого моря.

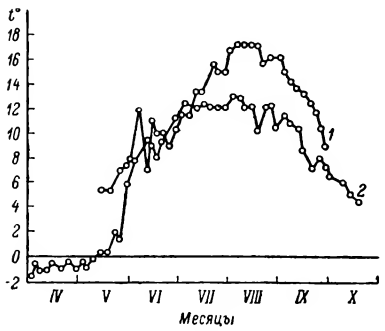


Рис. 1. Распределение температуры в поверхностном слое (0.5 м) на декадной станции.

1 — температура в 1967 г.; *2* — температура в 1968 г. *На оси абсцисс* — время (месяцы года); *на оси ординат* — температура (в °С).

Фитопланктон и его характеристика

В течение вегетационного периода численность организмов фитопланктона подвергалась значительным колебаниям. Накопление биогенных элементов в одной толще и вынос их на поверхность в продолжительный зимний период обеспечили фитопланктону питательный резерв, необходимый для вегетации. Активное развитие планктона на декадной станции наблюдалось подо льдом в поверхностных слоях уже в апреле, достигая первого максимума численности клеток (134260 кл./л) в первых числах мая 1968 г. (рис. 2). Из рис. 2 видно, что начало вегетации, по-видимому, должно быть отнесено примерно к середине марта, так как начало работы экспедиции (6 апреля) совпало с концом восходящего участка весеннего пика численности. В 1967 г. весенняя вспышка фитопланктона была пропущена, и начало работ экспедиции совпало с началом летнего максимума численности. После весенней вспышки отмечено значительное снижение численности фитопланктона в июне до сотен клеток на литр, что связано, очевидно, с весенней вспышкой развития зоопланктона (Cushing, 1954, 1959). С середины июня начинается постепенное нарастание численности, и в июле количество клеток достигает абсолютного максимума за весь вегетационный период (1048000 кл./л — в 1967 г. и 1574000 кл./л — в 1968 г.). С середины июля до середины августа численность клеток фитопланктона довольно резко снижается и поддерживается на этом уровне вплоть до окончания сентября. Повышение численности клеток в сентябре 1967 г. (осенний максимум фитопланктона) связано, очевидно, с более высокими температурами, позволяющими частично использовать биогенные вещества, накапливающиеся в водоеме в осенний период. Таким образом, за весь период развития, с апреля по октябрь, фитопланктон

обнаруживает три пика численности — весенний, летний и осенний, что полностью согласуется с учением В. Г. Богорова (1938, 1939) о биологических сезонах полярных морей. Биологическая весна на Белом море наступает в момент таяния льдов и появления свободной воды и заканчивается в начале июня. Стадия биологической весны последовательно сменяется стадией лета, которая заканчивается примерно в конце августа—начале сентября. Максимум численности фитопланктонных организмов приурочен к последней декаде июля. Биологическая осень не всегда характеризуется высокой численностью клеток фитопланктона и ярко выраженным пиком развития вследствие действия температурного фактора, лимитирующего рост даже в условиях достаточной обеспеченности фитопланктона биогенными элементами.

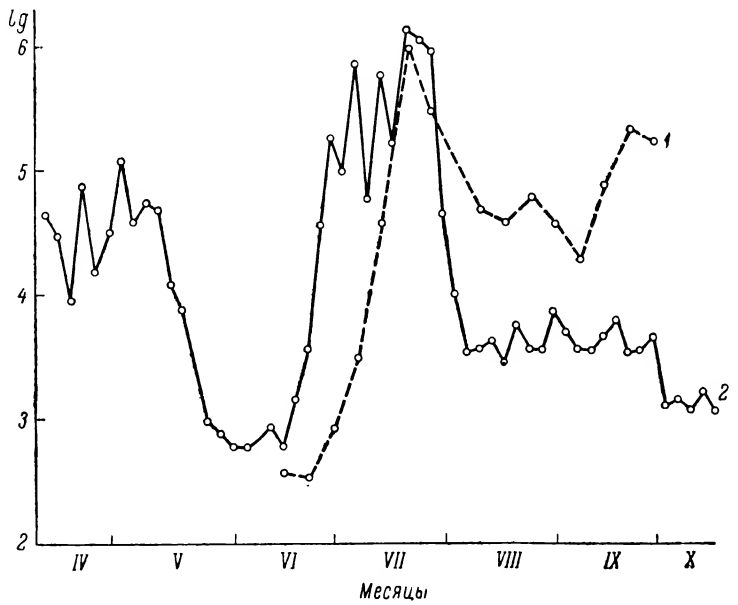


Рис. 2. Динамика численности организмов фитопланктона на декадной станции (кл./л).

1 — данные по 1967 г.; *2* — данные по 1968 г. *На оси абсцисс* — время (месяцы года); *на оси ординат* — логарифм числа клеток в 1 л.

Динамика численности связана с изменениями в структуре сообщества, которые прежде всего выражаются в смене доминирующих форм. Поэтому при анализе структурных изменений в фитопланктонном сообществе полезно регистрировать изменения в качественном составе организмов, доминирующих в отдельные биологические сезоны. С этой целью подекадно (три точки в месяц) было проделано типологическое сравнение состава фитопланктона в течение всего периода исследования (рис. 3, 4). Как видно из этих схем, в начале лета 1967 г. получает развитие комплекс *Distephanus speculum*, *Peridinium pellucidum* и *Dinophysis norvegica*, сменяющийся в период биологического лета массовым развитием комплекса *Sceletonema costatum* и видами р. *Chaetoceros*, среди которых преобладают *Ch. compressus*, *Ch. laciniosus*, *Ch. constrictus*, *Ch. similis*.

Показательно, что наблюдавшийся осенний пик вегетационного сезона 1967 г. не связан с изменением видовой структуры фитопланктонного сообщества и обусловлен вспышкой типичных форм летнего комплекса *Sceletonema costatum* и *Chaetoceros curvisetus*.

В 1968 г. весенний пик численности был обусловлен развитием комплекса р. *Navicula* (*N. vanhöffenii*, *N. septentrionalis*, *N. pelagica*), р. *Nitzschia* (*N. frigida*, *N. closterium*), *Coscinodiscus concinnus* и *Thalassiosira gravida*.

Летний пик численности вызван развитием комплекса *Sceletonema costatum* и видов р. *Chaetoceros* (*Ch. decipiens*, *Ch. compressus*, *Ch. constrictus*, *Ch. laciniosus*, *Ch. subsecundus*, *Ch. similis* и др.) со значительной примесью *Thalassionema nitzschioides* и *Nitzschia seriata*.

Осеннего пика в вегетационный сезон 1968 г. не наблюдалось.

Для анализа изменений количественных характеристик структуры фитопланктонного сообщества нами были рассчитаны величины удельной поверхности (S_v). Сезонное изменение этих характеристик представлено на рис. 5 и 6. Как видно из рис. 5, наибольшая суммарная биомасса фито-

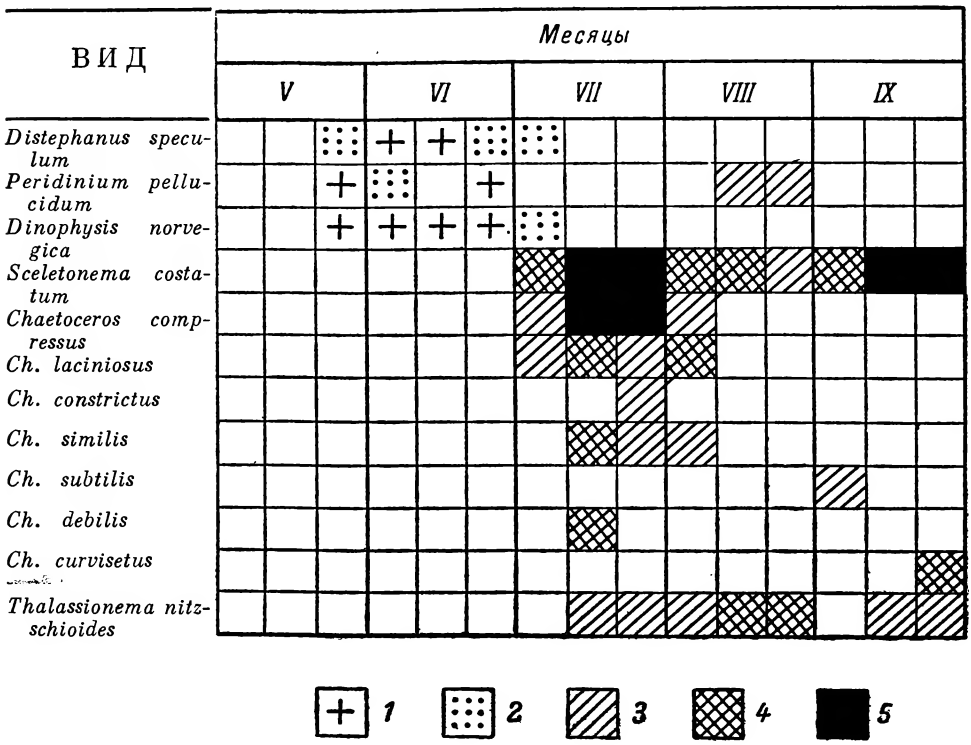


Рис. 3. Сезонное распределение массовых форм фитопланктона на декадной станции в 1967 г.

1 — < 100 кл./л; *2* — 100—1000 кл./л; *3* — 1000—10 000 кл./л; *4* — 10 000—100 000 кл./л; *5* — > 100 000 кл./л.

планктона в 1967 г. отмечена в период летнего пика развития — 676 мг/м^3, в это же время наблюдается и максимальная суммарная поверхность — 4898 см^2/м^3. В 1968 г. (рис. 6) наибольшая суммарная биомасса, достигающая 8.1 г/м^3, отмечена в период весеннего пика развития фитопланктона, что объясняется, возможно, преобладанием весной крупных видов (*Coscinodiscus concinnus*, *Thalassiosira gravida*), которые при относительно небольшой численности дают высокие величины биомассы. Суммарная поверхность в весенний период развития относительно невелика, и кривая поверхности в принятых единицах измерения (см^2/м^3) на рис. 6 «подстилает» (или лежит ниже) соответствующую кривую биомасс. В период летнего нарастания численности преимущественно мелких форм (*Sceletonema costatum*, *Thalassionema nitzschioides*, мелкие виды р. *Chaetoceros*) суммарная биомасса достигала 925 мг/м^3, а кривая суммарной поверхности на рис. 6 оказалась значительно выше кривой биомассы. В осенний период развития фитопланктона (1968 г.) кривые поверхности и биомассы в целом находились на одном уровне. Отдавая себе отчет в условности и, следовательно, ограниченной ценности сопоставления кривых биомассы и поверхности, отражающих разные размерности, мы тем не менее считаем

такое сопоставление полезным. Действительно, проделанное сопоставление свидетельствует о направлении смены одних доминирующих форм другими. Крупные формы доминируют в период биологической весны в условиях достаточной обеспеченности организмов питательными элементами и до-

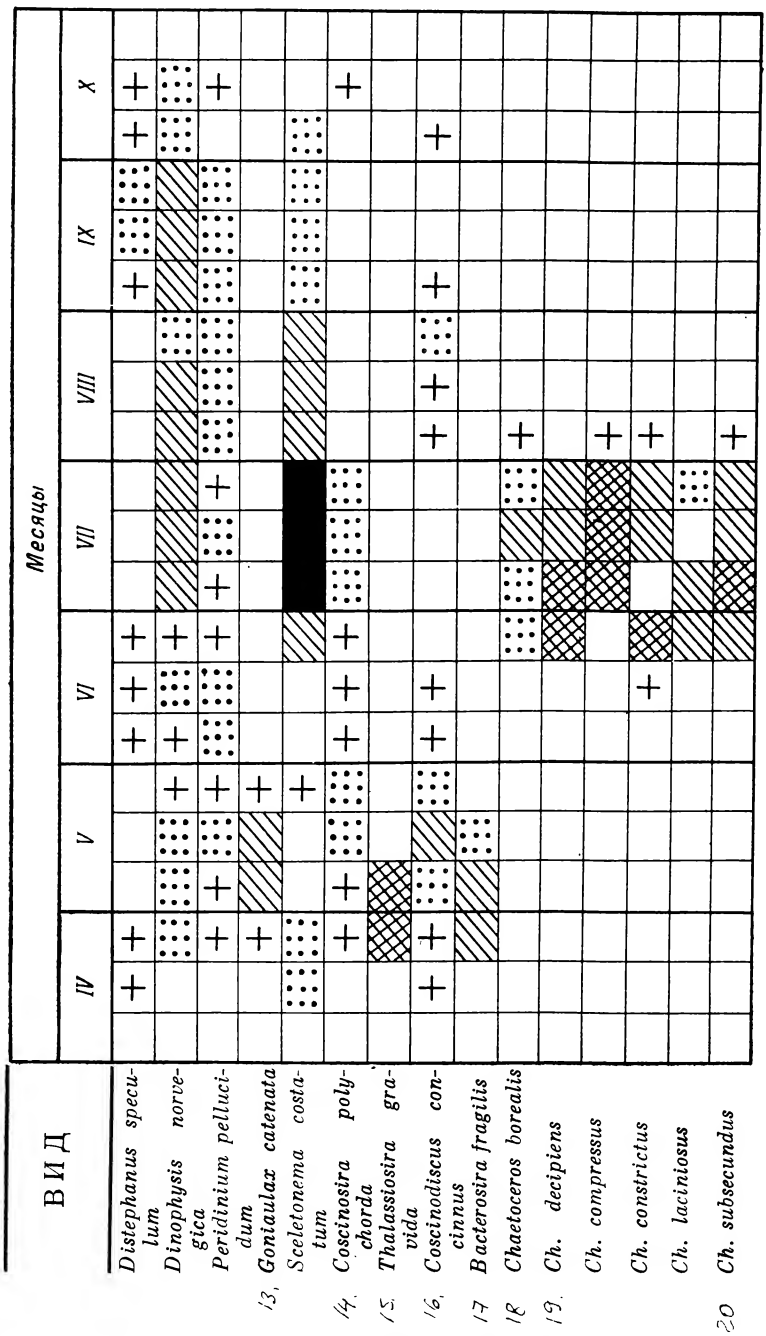


Рис. 4. Сезонное распределение массовых форм фитопланктона на декадной станции в 1968 г.
Обозначения те же, что и на рис. 3.

статочной освещенности. Летом доминируют мелкие формы, и, наконец, осенью «порядок» доминирования сбивается (сезон 1968 г.) или сохраняет черты биологического лета (как это было в сезон 1967 г.).

Особое внимание обращает на себя сопоставление в сезонных пиках численности соотношения объемных и поверхностных характеристик.

Весной (апрель—май 1968 г.) удельная поверхность фитопланктонного сообщества имеет весьма низкую величину (S_v=0.5—0.6), что связано

с преобладанием в этот период крупных форм фитопланктона. При летнем развитии фитопланктона как в 1967 г., так и в 1968 г. отмечена значительная удельная поверхность (S_v=5—6) за счет развития мелких форм

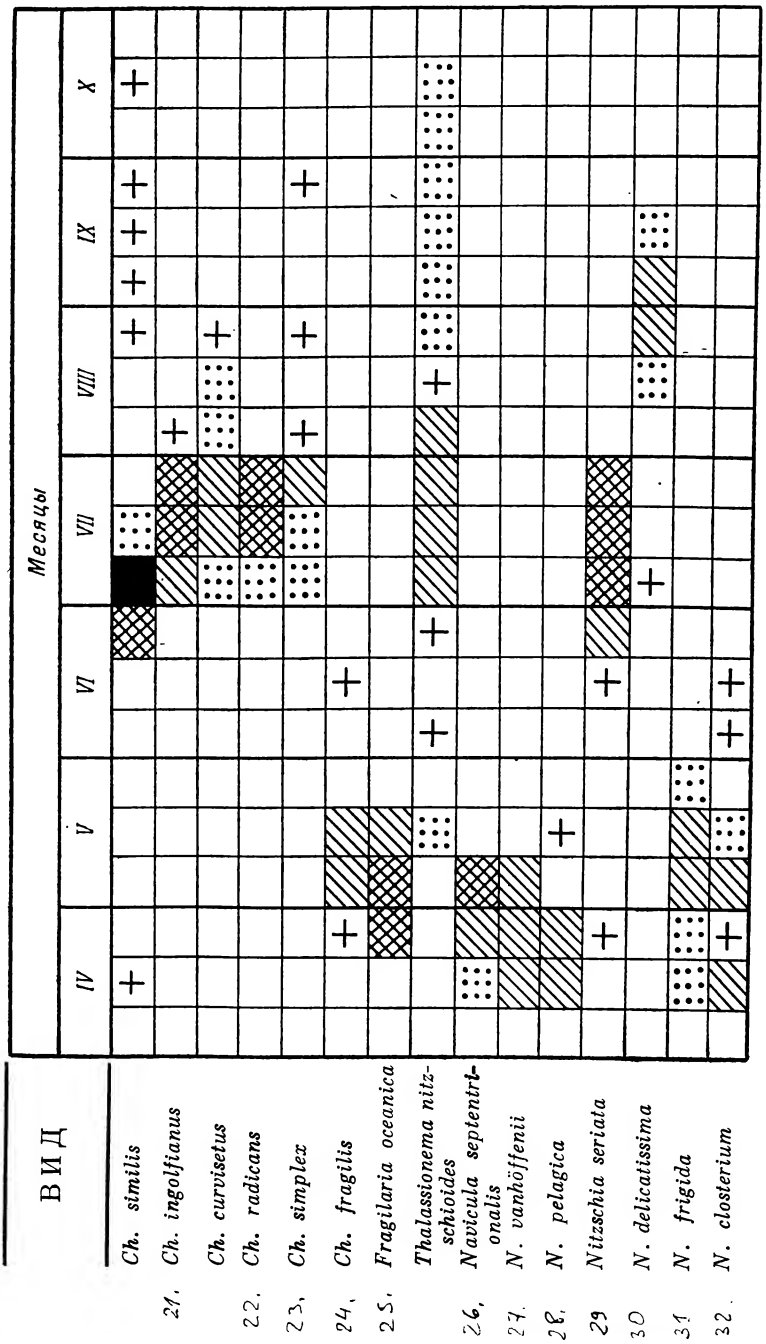


Рис. 4 (*продолжение*).

(комплекс *Sceletonema costatum* и виды р. *Chaetoceros*) при относительно небольшой биомассе.

В осенний период величина S_v занимает среднее положение, так как в составе фитопланктона преобладают средние по размерам формы. Поскольку из принятых структурных характеристик сообщества S_v отражает наиболее полно связь с функциональной активностью (величина активно

ассимилирующей поверхности единицы биомассы), можно думать о существовании положительной корреляции между S_v и удельной продуктивностью сообщества (П/Б коэффициент).

Изучение фитопланктона губы Чупы у мыса Картеш показало четкую сезонность его развития за вегетационный период. Весной пик развития дают мелкие виды неритического планктона из р. *Navicula*, характерные для арктических морей, и крупные планктонные виды *Coscinodiscus concinnus* и *Thalassiosira gravida*.

В летний период развивается комплекс *Sceletonema costatum* и виды р. *Chaetoceros*. Осенний планктон обычно не обнаруживает видового доминирования и вследствие этого осенний пик численности не является специфичным и обязательным этапом в направлении сезонного развития фитопланктонного сообщества.

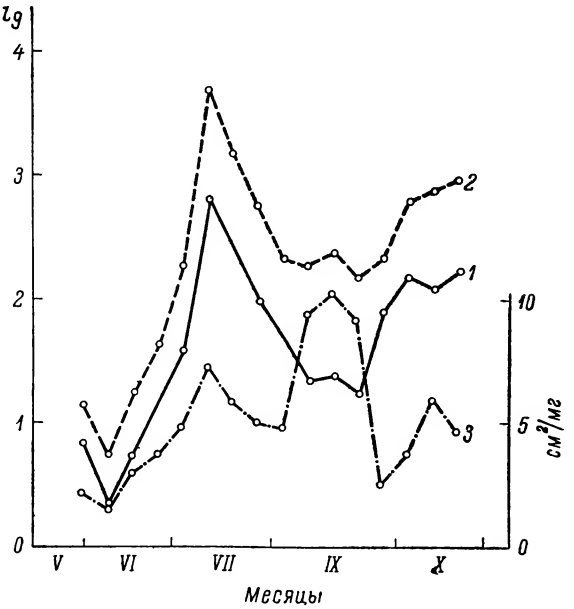


Рис. 5. Динамика биомассы, поверхности и удельной поверхности фитопланктона на декадной станции в 1967 г.

1 — логарифм биомассы (мг/м³); *2* — логарифм поверхности (см²/м³); *3* — удельная поверхность (отношение абсолютных величин поверхности к биомассе). *На оси абсцисс* — время (месяцы года); *на левой оси ординат* — логарифм биомассы (мг/м³) и поверхности (см²/м³); *на правой оси ординат* — удельная поверхность в см²/мг.

Исследование таких параметров фитопланктонного сообщества, как суммарная биомасса и суммарная поверхность, а также удельная поверхность, показало, что при доминировании крупных форм (весенний пик разви-

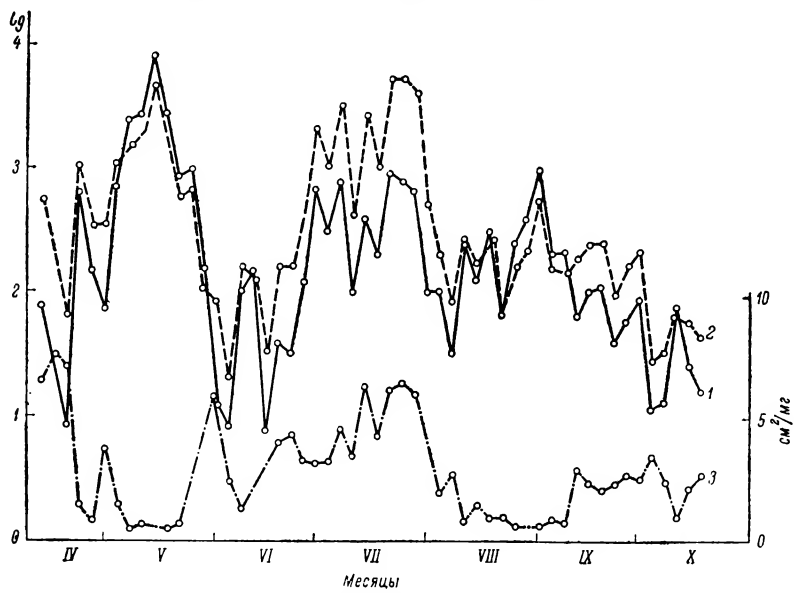


Рис. 6. Динамика биомассы, поверхности и удельной поверхности фитопланктона на декадной станции в 1968 г.

Обозначения те же, что и на рис. 5.

тия), при значительной биомассе, поверхность сообщества сравнительно невелика и величина удельной поверхности незначительна. При летнем

пике, характеризующемся массовым развитием мелких форм, отмечена обратная картина: сравнительно небольшая биомасса и резкое увеличение поверхности фитопланктонного сообщества. Таким образом, S_v целиком зависит от соотношения размерных характеристик, составляющих сообщество популяций в момент его изучения.

За два вегетационных сезона нами был отмечен в фитопланктоне Карельского побережья Белого моря следующий 61 вид:

Морские планктонные виды	Тип распространения
Dinobryon pellucidum (Schütt) Lemm.	Неритический.
Distephanus speculum (Ehr.) Haeckel.	Океанический.
Sceletonema costatum (Grev.) Cl.	Неритический.
Porosira glacialis (Grun.) Jörg.	»
Coscinosira polychorda Gran	»
Thalassiosira gravida Cl.	»
Coscinodiscus concinnus W. Sm.	»
Bacterosira fragilis Gran	»
Detonula confervacea (Cl.) Gran	»
Leptocylindrus danicus Cl.	»
Rhizosolenia setigera Bright.	»
Chaetoceros danicus Cl.	»
Ch. borealis Bail.	Океанический.
Ch. concavicornis Mangin	»
Ch. decipiens Cl.	»
Ch. convolutus Castr.	»
Ch. teres Cl.	Неритический.
Ch. compressus Laud.	»
Ch. constrictus Gran	»
Ch. affinis Laud.	»
Ch. laciniosus Schütt	»
Ch. subsecundus (Grun.) Hust.	»
Ch. similis Cl.	»
Ch. subtilis Cl. var. *subtilis*	»
Ch. wighamii Bright.	»
Ch. ingolfianus Ostf.	»
Ch. curvisetus Cl.	»
Ch. fragilis Meunier	»
Ch. debilis Cl.	»
Ch. radicans Schütt	»
Ch. simplex Ostf. var. *simplex*	»
Asterionella bleakeleyi W. Sm.	»
Eucampia zoodiacus Ehr. var. *recta* I. Kiss.	»
Fragilaria islandica Grun.	»
Fr. oceanica Cl.	»
Fr. cylindrus Grun.	»
Thalassionema nitzschioides Grun.	»
Navicula septentrionalis (Grun.) Gran	»
N. vanhöffenii Gran	»
N. pelagica Cl.	»
Amphiprora hyperborea (Grun.) Gran	Океанический.
Bacillaria paradoxa Gmel.	Неритический.
Nitzschia seriata Cl.	»
N. delicatissima Cl.	»
N. frigida Grun.	»
N. closterium (Ehr.) W. Sm.	»
Dinophysis norvegica Clap. et Lachm.	»
Peridinium pellucidum (Bergh.) Schütt	»
Goniaulax catenata (Levand.) Kof.	»
Ceratium fusus (Ehr.) Dujardin	Океанический.
C. arcticum (Ehr.) Cl.	»
C. longipes (Bail.) Gran	»
Сублиторальные и пресноводные виды	
Melosira nummuloides (Dillw.) Ag.	
M. moniliformis (O. Mull.) Ag. var. *moniliformis*	
Biddulphia aurita (Lyngb.) Bréb.	
Rhabdonema arcuatum (Lyngb.) Kütz.	
Grammatophora arctica Cl.	
Licmophora sp.	
Pleurosigma elongatum W. Sm.	
Nitzschia acicularis W. Sm.	
N. longissima (Bréb.) Ralfs	

Как видно из приведенного списка водорослей, в фитопланктоне исследованного района преобладает неритический бореальный комплекс видов.

ЛИТЕРАТУРА

Богоров В. Г. (1938). Биологические сезоны Полярного моря. ДАН СССР, 19, 8. — Богоров В. Г. (1939). Особенности сезонных явлений в планктоне полярных морей и их значение для ледовых прогнозов. Зоолог. журн., 18, 5. — Богоров В. Г. (1947). Инструкция для проведения гидробиологических работ в море (планктон и бентос). — Гоби Х. Я. (1878). Флора водорослей Белого моря. Тр. СПб. общ. естествоиспыт., 9. — Гостиловская М. И. (1949). Фитопланктон Гридинской губы Белого моря. Работы морск. биолог. ст. Карело-Финск. унив., 1. — Дерюгин К. М. (1928). Фауна Белого моря и условия ее существования. Исследования морей СССР, 7—8. — Зенкевич Л. А. (1947). Фауна и биологическая продуктивность моря. II. — Киселев И. А. (1925). Фитопланктон Белого моря. Исследования русских морей, 2. — Киселев И. А. (1939). Фитопланктон Малой Пирью губы Белого моря как показатель опресняющего влияния р. Умбы. Тр. Гос. гидролог. инст., 8. — Киселев И. А. (1957). Особенности распределения фитопланктона в Белом море. Матер. по комплексн. изуч. Белого моря, 1. — Мережковский К. С. (1878). Диатомовые водоросли Белого моря. Тр. СПб. общ. естествоиспыт., 9. — Тимонов В. В. (1947). Схема общей циркуляции вод бассейна Белого моря и происхождение его глубинных вод. Тр. ГОИН, 1 (13). — Усачев П. И. (1947). Общая характеристика фитопланктона морей СССР. Успехи современной биологии, 23, 2. — Усачев П. И. (1961). Количественная методика сбора и обработки фитопланктона. Тр. Всес. гидробиолог. общ., 11. — Cushing D. (1954). Some problems in the production of ocean plankton. Commonwealth Oceanographic Conference, Document VIII. — Cushing D. (1959). On the Nature of Production in the Sea. Fish. Invest., ser. 2, 22, 6. — Levander K. (1915—1916). Zur Kenntnis der Küstenplankton des Weissen Meeres. Middel. of Soc. pro Fauna et Flora Fennica, 42. — Lohmann H. (1908). Untersuchungen zur Feststellung des vollstandigen Gehaltes des Meeres an Plankton. Wissensch. Meeresuntersuchungen, Abt. Kiel, N. F., 10. — Reinhard L. B. (1882). Zur Kenntnis der Bacillariaceen. Bull. Soc. Natur. Moscou, 57, 1. — Utermohl H. (1958). Zur Vervollkommnung der quantitativen Phytoplankton-Methodik. Mitteil. internat. Verein. theor. angew. Limnologie, 9.

Московский государственный университет
им. М. В. Ломоносова.

(Получено 5 V 1969).

SUMMARY

Investigations in the composition and dynamics of the phytoplankton along the Karelian coast of the White Sea were in progress during 1967 and 1968. In the spring of 1968 the development of the complex of species of the genera *Navicula*, *Nitzschia*, *Coscinodiscus* and *Thalassiosira* was observed, their total biomass having then attained 8.1 g/m³. These species were *Navicula vanhöffenii*, *N. septentrionalis*, *N. pelagica*, *Nitzschia frigida*, *N. closterium*, *Coscinodiscus concinnus* and *Thalassiosira gravida*. The summer peak of the abundance observed during both vegetative periods was the result of the development of the complex comprising *Sceletonema costatum* and the species of the genus *Chaetoceros*. At the time of these peaks the number of cells per litre exceeded one million.

As it was shown by the study of such parameters of the phytoplankton community as the total biomass, the total surface and the specific surface, at the time of the prevalence of the large-sized forms (the spring peaks of the abundance), despite the considerable biomass, the surface of the community was not great, while the value of the specific surface was insignificant. At the time of the summer peaks, when small-sized forms prevailed, the reverse ratio between the biomass and the surface was observed. A total of 61 species were recorded in the phytoplankton of the aquatory explored, the neritic boreal complex of species being predominant.

УДК 581.845 : 561.47+582.47

И. Н. Свешникова

О ТЕРМИНОЛОГИИ ЭПИДЕРМЫ ЛИСТА СОВРЕМЕННЫХ И ИСКОПАЕМЫХ ХВОЙНЫХ

С 6 рисунками и 3 таблицами рисунков

I. N. SVESHNIKOVA. ON THE TERMINOLOGY RELATING TO THE LEAF EPIDERMIS OF RECENT AND FOSSIL CONIFERS

В последнее время наука о строении устьичного аппарата — стоматография [1] — получила широкое распространение. И если в конце прошлого—начале нынешнего века предпринимались лишь отдельные, разрозненные попытки привлечения особенностей строения устьичного аппарата для целей сравнительной анатомии покрытосеменных и хвойных (Vesque, 1889; Porsch, 1905; Гриневецкий, 1913), а иногда появлялись работы, посвященные развитию устьичных аппаратов отдельных таксонов (Hildebrand, 1860; Strasburger, 1867), то уже в последние десятилетия этот метод получил широкое распространение, в особенности в систематике высших растений. Появились работы Бугхольца и Грея (Buchholz a. Gray, 1948a, б; Gray a. Buchholz, 1948, 1951a, б), многочисленные статьи индийских ботаников о развитии устьичных аппаратов некоторых родов голосеменных (Pant a. Mehra, 1964) и покрытосеменных (Pant a. Verma, 1963; Pant a. Kidwai, 1964; Kidwai, 1965; Paliwal, 1965; Pant, 1965) и многие другие.

Широкое применение этот метод нашел при изучении вымерших растений, особенно голосеменных и среди них — хвойных. Следует упомянуть работы Натгорста (Nathorst, 1907), Крейзеля (Kraüsel, 1923), Сьюорда (Seward, 1926), Сьюорда и Конвей (Seward a. Conway, 1935), Харриса (Harris, 1926, 1932a, б, 1935). Но особенно большое значение имеют исследования Флорина (Florin, 1920, 1922, 1931, 1933, 1940, 1958), посвятившего почти всю свою жизнь изучению голосеменных и особенно хвойных с широким привлечением эпидермально-кутикулярного анализа их листьев.

В Советском Союзе строение эпидермы листьев при изучении хвойных растений пока используется недостаточно и главным образом для диагностики их вымерших представителей. Имеется ряд флористических работ, в которых при анализе систематического положения ископаемых хвойных учитываются особенности строения эпидермы (Колесникова, 1956; Самылина, 1961, 1963; Свешникова и Буданцев, 1969). В некоторых работах опубликованы результаты изучения строения эпидермы листьев хвойных, как ископаемых, так и современных (Свешникова, 1952, 1953, 1957, 1963, 1964, 1967; Дорофеев и Свешникова, 1959, 1963; Свешникова и Буданцев,

[1] Термин предложен А. Л. Тахтаджяном, впервые приводится в работе М. А. Барановой (1968). А. Л. Тахтаджян понимает под «стоматографией» науку об изучении строения устьичного аппарата. Мы вкладываем в это понятие более широкий смысл, понимая под «стоматографией» науку об эпидерме листа, изучающую не только строение устьичного аппарата, но также и клеток эпидермы листа со всеми их структурными особенностями.

1959, 1967; Гомолицкий, 1962, 1964; Долуденко, 1963; Красилов, 1965а, б). Кроме того, для сравнительного исследования строения эпидермы листьев хвойных автором данной статьи составлена коллекция препаратов эпидермы, насчитывающая до 400 видов и охватывающая почти все разнообразие современных хвойных.[1]

Развитие стоматографии повлекло за собой создание специальной терминологии, применяемой как советскими, так и зарубежными исследователями при описании эпидермальных структур листа. Особенно большую роль в этом сыграл Флорин (Florin, 1931, 1933). В своих работах он критически пересмотрел имевшуюся до него терминологию по устьичным аппаратам и привел свою, основываясь на формировании устьичных аппаратов голосеменных и, в частности, хвойных. Следует отметить также работу Меткафа и Чока (Metcalfe a. Chalk, 1950), которые подразделяют чисто морфологически все устьичные аппараты покрытосеменных на несколько типов.

Каждый автор пытался обосновать правильность предложенной им терминологии и в результате появился довольно обширный список терминов. Однако далеко не во всех случаях значение терминов может быть точно определено, часто характеристики их неточны или вообще неудовлетворительны.

Впервые попытка систематизации терминологии, касающейся клеточных структур и их оболочек, была проделана Захаревичем (1954) на примерах некоторых современных однодольных и двудольных. В ней автор дает представление об эпидермальной клетке в плане, подробно анализирует строение стенок и приводит классификацию клеток эпидермы. Работа Захаревича отличается глубиной и тщательностью; большинство терминов, предложенных им, вполне удачны.

Значительно позже подобные попытки были предприняты английским ученым Стейсом (Stace, 1965) и советскими палеоботаниками С. В. Мейеном (1965) и В. А. Красиловым (1968).

Мы не будем анализировать серьезную работу Стейса (1965), так как совсем недавно она была подробно рассмотрена М. А. Барановой (1968) на страницах «Ботанического журнала». Отметим лишь, что полностью присоединяемся к мнению Барановой о неудачном использовании Стейсом одинаковых терминов для обозначения элементов устьичного аппарата и частей трихомных образований.

В работе Мейена (1965) сделана попытка унифицировать эпидермальную терминологию на примере дисперсных кутикул. Наряду с унификацией старых терминов автор вводит новые, а для удобства описания эпидермы устанавливает индексы, соответствующие одной или двум первым буквам латинских эпитетов. Следует, однако, отметить, что почти во всех случаях латинские эпитеты не соответствуют русским переводам, а это сводит на нет попытку автора ввести индексы. Так, например, костальные клетки обозначаются буквой «N» — первой буквой латинского «nervus» — жилка, а не латинского «costa» (в переводе «ребро»). Ряд терминов, предложенных Мейеном, таких как «соседние клетки», «костальные клетки», «интеркостальные клетки», не отражают действительной картины. Неправильно также называть папиллы (сосочки) срединными, т. е. сидящими в середине каждой клетки, тогда как на самом деле сосочки в середине клетки не располагаются, а только на ее поверхности, являясь выростами оболочки. Вряд ли приемлемо и обозначение «терминальные папиллы» для папилл, расположенных у более короткой (терминальной?) стенки клетки.

В работе Красилова (1968) сделана попытка морфологической классификации устьичных аппаратов вымерших растений, что на наш взгляд является вполне своевременным. Удачное решение этой задачи может найти применение для определения родов, аналоги которых отсутствуют

[1] Коллекция хранится в Лаборатории палеоботаники Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР.

в современной флоре. Однако терминология, предложенная Красиловым, далеко не безупречна. Автор широко употребляет «гибридные» латино-греческие наименования, что нельзя признать удачным. Так, например, неудачен термин «югатоцитный». Во-первых, он гибридный, во-вторых, «jugatus» — слово, имеющее много значений и наименее пригодно для использования в смысле «парный». Не лучше опять-таки гибридные термины типа «маргоцитный» или «фузоцитный» и совсем неудачен термин «югато-папиллоцитный» — он, так сказать, «двоякогибридный» и неудобно произносимый.

Несмотря на недостатки терминологии, предложенной Мейеном и Красиловым, она тем не менее стала проникать в советскую палеоботаническую литературу (Аблаев, 1968; Колаковский и Шакрыл, 1968). Этот факт свидетельствует прежде всего о назревшей необходимости создания специальной терминологии для описания эпидермы; должно быть дано точное определение каждого термина, количество терминов должно быть достаточным, при разработке их необходима лингвистическая грамотность.

В данной статье мы попытаемся выполнить все эти условия. Особое внимание будет уделено терминам, относящимся к стенкам клеток эпидермы, устьиц и устьичных аппаратов, так как число синонимов здесь особенно велико, так, например:

1) стенка замыкающих клеток, обращенная к устьичной щели (вид устьица сверху) называется: передняя (Esau, 1965), брюшная (Раздорский, 1949), наружная (Яценко-Хмелевский, 1961), поровая стенка (Stace, 1965); эта же стенка на поперечном разрезе устьица обозначается как фронтальная (Яценко-Хмелевский, 1961), поровая стенка (Stace, 1965);

2) стенка, противоположная устьичному отверстию (вид устьица сверху) называется: спинная, дистальная (Esau, 1965), спинная (Раздорский, 1969), внутренняя (Яценко-Хмелевский, 1961), эта же стенка на поперечном разрезе устьица называется задняя (Яценко-Хмелевский, 1961), эпидермальная (Stace, 1965).

Нечто подобное наблюдается и при обозначении стенок эпидермальных клеток. Нет также единства и в понимании терминов «устьице» и «устьичный аппарат». Нам кажется, что необходимо разграничить эти два понятия, понимая под устьицем — лат. stoma, только замыкающие клетки с устьичным отверстием, а под устьичным аппаратом — лат. apparatus stomatalis, совокупность устьица и околоустьичных клеток, иногда только побочных.

Терминология и систематизация типов строения эпидермы и ее элементов в данной работе не претендует на полную законченность, а предлагается для обсуждения. Поэтому автор заранее благодарен всем оппонентам за возможные критические замечания.

Латинские и латинизированные эквиваленты для терминов, приводимых ниже, выверены Н. Н. Забинковой, за что я приношу ей свою искреннюю благодарность.

Стенки клеток эпидермы листа [1]

Эпидермальные клетки можно рассматривать с поверхности листа (в проекции) и в разрезе. При исследовании эпидермы современных и особенно ископаемых хвойных, как правило, пользуются изучением клеток в проекции (с поверхности листа). При проектировании клетки получается плоская фигура; линии, ограничивающие эту фигуру называются стенками клетки — лат. parietes. Для того чтобы правильно подойти к определению стенок клетки, следует исходить из рассмотрения клетки в целом.

[1] В данном случае клетки эпидермы понимаются широко, т. е. вместе с клетками устьица и устьичных аппаратов.

Очень важно иметь в виду ориентацию эпидермальных клеток по отношению к трем плоскостям листа (при условии, что лист расположен горизонтально): 1) горизонтальной плоскости — лат. planum horizontale, делящей лист на две части — верхнюю и нижнюю, с верхней и нижней поверхностями; 2) вертикально-продольной плоскости — planum verticale longitudinale, проходящей через центр листа от верхушки до его основания и делящей лист на две боковые части; 3) вертикально-поперечной плоскости — planum verticale transversale, перпендикулярной предыдущей и делящей лист на две части — верхнюю, с верхушкой листа, и нижнюю, с основанием его.

В соответствии с этими плоскостями стенки клеток, ориентированные параллельно горизонтальной плоскости листа, называются горизонтальными [1] — parietes horizontales. Стенки клеток, ориентированные параллельно вертикально-продольной плоскости листа, называются продольными [2] — parietes longitudinales. Стенки клеток, ориентированные параллельно вертикально-поперечной плоскости листа, называются поперечными — parietes transversales.

Следовательно, клетки эпидермы, образующие поверхность листа, имеют горизонтальные верхнюю и нижнюю стенки — parietes horizontales superiores (inferiores).

Стенки замыкающих клеток устьица (специализированные эпидермальные клетки) ориентированы только по отношению горизонтальной плоскости листа. Поскольку клетки эти сильно отличаются от других клеток эпидермы морфологически и функционально, а также ориентированы лишь по отношению к одной из плоскостей листа, то и стенки их имеют особые названия: верхняя стенка замыкающей клетки — paries cellulae claudentis superior, — верхняя горизонтальная стенка, соприкасающаяся с внешней средой; нижняя стенка замыкающей клетки — paries cellulae claudentis inferior, — нижняя горизонтальная стенка, соприкасающаяся с подустьичной полостью — cavitas hypostomatalis; апертурная стенка замыкающей клетки — paries cellulae claudentis aperturalis, — стенка, граничащая с устьичным отверстием и эпидермальная стенка замыкающей клетки — paries cellulae claudentis epidermalis, — стенка, обращенная к клеткам эпидермы.

Клетки устьичного аппарата (околоустьичные клетки) ориентированы не только по отношению горизонтальной плоскости листа, но также по отношению вертикальной оси устьица — axis verticalis, проходящей через центр устьичного отверстия. Их стенки также имеют особую терминологию. Радиальными — parietes radiales, называются стенки, отходящие по радиусу от вертикальной оси устьица; горизонтальными — parietes horizontales, — стенки, ориентированные параллельно горизонтальной плоскости листа; внутренними — parietes interiores, — стенки побочных клеток, соприкасающиеся с эпидермальной стенкой замыкающих клеток устьица; внешними — parietes exteriores, — стенки побочных клеток, соприкасающиеся с эпидермальными или венечными клетками [3] (рис. 1, *А*, *Б*).

Стенки клеток эпидермы и устьичного аппарата могут быть прямые — parietes recti, если линии, ограничивающие проекцию клетки, прямые; и изогнутые — parietes incurvati, если линии, ограничивающие проекцию клетки, криволинейные (табл. 1).

Прямые и изогнутые стенки клетки, сочетаясь в различных комбинациях, приводят к разнообразной конфигурации клетки.

Клетки с прямыми стенками имеют формы более или менее сходные с прямолинейными фигурами, они могут быть квадратными, прямоугольными, ромбическими, многоугольными и др. Клетки с изогнутыми линиями

---

[1] Часто в литературе горизонтальные стенки клеток называются тангентальными — parietes tangentales или периклинальными — parietes periclinales.

[2] Часто продольные стенки клеток в описаниях называют радиальными — parietes radiales или антиклинальными — parietes anticlinales.

[3] Смотри подробную терминологию в разделах «устьице» и «устьичный аппарат».

оболочки сходны с криволинейными геометрическими фигурами, кругом, эллипсом и пр.

Помимо того, что стенка клетки может быть прямой или изогнутой, она может иметь некоторую дополнительную микроструктуру. В связи с этим стенки клетки различают как: 1) извилистые стенки — parietes flexuosi, если стенка клетки состоит из различных по кривизне дуг (табл. I, *4*, *7*), а среди них: а) мелкоизвилистые стенки — parietes minute flexuosi, если извилины доходят приблизительно до 1/4 расстояния от края до средней линии клетки; б) крупноизвилистые стенки — parietes grosse flexuosi, если извилины доходят приблизительно до 1/2 и больше расстояния от края до средней линии клетки; 2) волнистые стенки — parietes undulati, если стенка клетки состоит из одинаковых по кривизне дуг, а среди них: а) мелковолнистые стенки — parietes minute undulati (табл. I, *1*) и б) крупноволнистые стенки — parietes grosse undulati (табл. I, *8*); 3) зубчатые стенки — parietes dentati, если зубчики острые, а выемки закругленные, и среди них: а) мелкозубчатые стенки — parietes minute dentati и б) крупнозубчатые стенки — parietes grosse dentati; 4) складчатые стенки — parietes plicati, если стенки образуют складки; и среди них мелко- и крупноскладчатые стенки — parietes minute (grosse) plicati; 5) пильчатые стенки — parietes serrati, если зубцы и выемки острые и среди них мелко- и крупнопильчатые стенки — parietes minute (grosse) serrati.

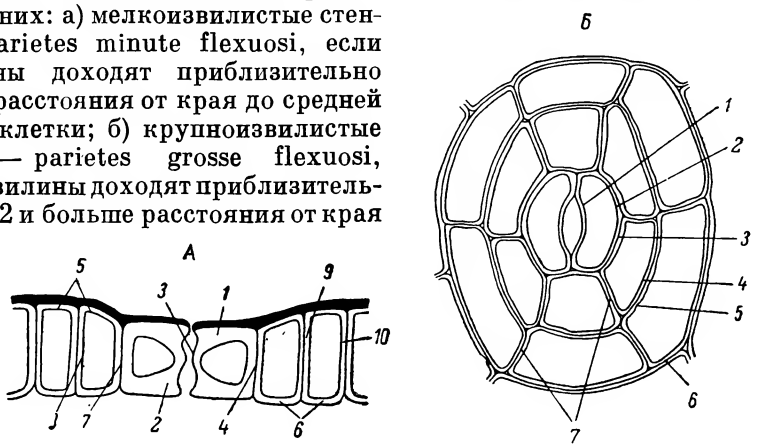


Рис. 1. Стенки клеток устьичного аппарата.

А — на поперечном срезе; *Б* — при рассмотрении устьичного аппарата сверху. *А*: *1* — верхняя стенка замыкающей клетки; *2* — нижняя стенка замыкающей клетки; *3* — апертурная стенка замыкающей клетки; *4* — эпидермальная стенка замыкающей клетки; *5* — верхние горизонтальные стенки околоустьичных клеток; *6* — нижние горизонтальные стенки околоустьичных клеток; *7* — внутренняя стенка побочной клетки; *8* — внешняя стенка побочной клетки; *9* — внутренняя стенка венечной клетки; *10* — внешняя стенка венечной клетки. *Б*: *1* — апертурная стенка замыкающей клетки; *2* — эпидермальная стенка замыкающей клетки; *3* — внутренняя стенка побочной клетки; *4* — внешняя стенка побочной клетки; *5* — внутренняя стенка венечной клетки; *6* — внешняя стенка венечной клетки; *7* — радиальные стенки.

Иногда стенка в одной клетке может слагаться из различных структурных особенностей. В связи с этим стенка может быть, например, прямолинейно-извилистой — parietes recto-flexuosi, извилисто-волнистой — parietes flexuoso-undulati (табл. I, *7*) и т. д.

Форма клеток эпидермы листа

Форма клеток эпидермы листа хвойных рассматривается нами в этом разделе с поверхности листа (в проекции). При проектировании клетки, как указывалось ранее, получается плоская фигура, ограниченная стенками клетки.

Форма клеток эпидермы листа хвойных с прямыми стенками — parietes recti, при рассмотрении их в проекции может быть следующей.

1. Клетка треугольная — cellula triangularis, если стенки клетки образуют треугольник. У хвойных встречаются редко.

2. Клетка четырехугольная — cellula quadrangularis, если стенки клетки образуют четырехугольник (табл. I, *3*, *6*, *8*). Она может быть: *А* — прямоугольная — cellula rectangularis, если все стенки клетки соединены

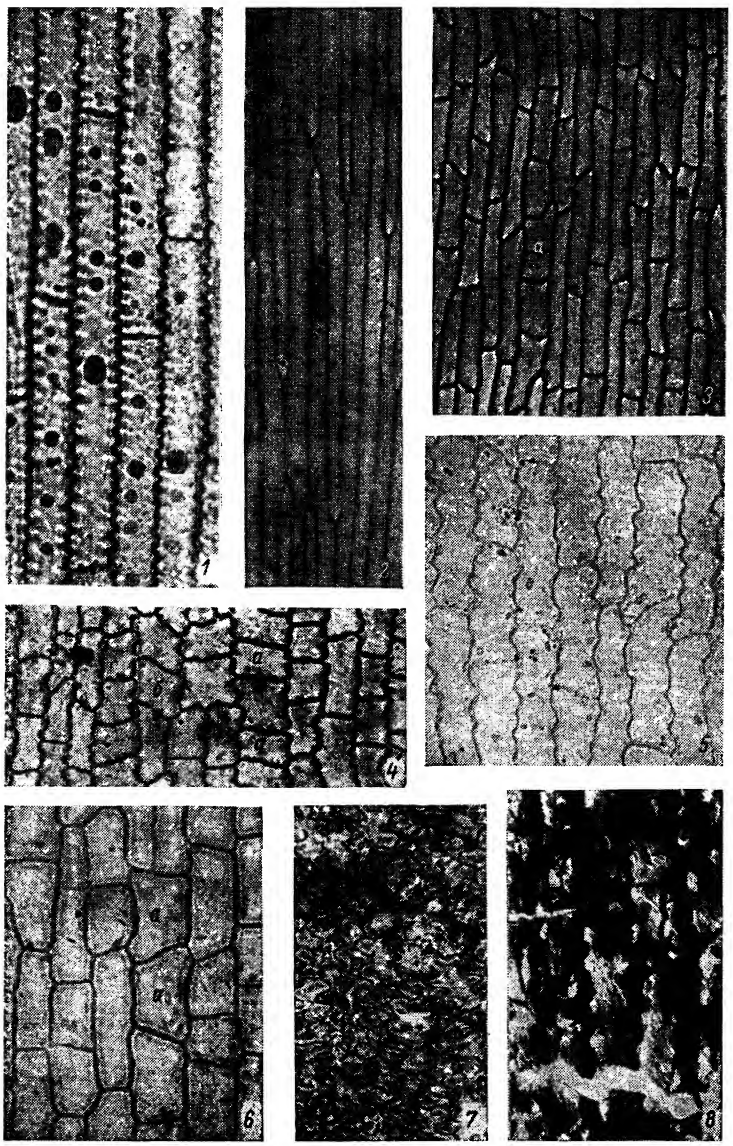


Таблица I.

Форма клеток эпидермы листа в проекции (вид сверху).

1 — прямоугольные удлиненные клетки эпидермы листа *Pinus* sp. с мелковолнистыми стенками (увел. 450); *2* — удлиненно-прямолинейно-изогнутые клетки *Torreya californica* Torr. (увел. 240); *3* — четырехугольные клетки эпидермы листа *Calocedrus macrolepis* Kurz., среди которых встречаются прямолинейно-изогнутые клетки (*а*) (увел. 240); *4* — четырехугольные клетки эпидермы листа *Podocarpus* sp., среди которых видны укороченные (*а*) и ромбические (*б*) клетки (увел. 240); *5* — четырехугольные клетки эпидермы листа *Metasequoia glyptostroboides* Hu et Cheng с извилистыми стенками (увел. 240); *6* — четырехугольные клетки эпидермы листа *Cephalotaxus drupacea* Sieb. et Zucc., среди которых видны трапециевидные клетки (а) (увел. 240); *7* — клетки *Florinia vilujensis* Sveshn. (увел. 130) неправильной формы с извилисто-волнистыми стенками эпидермы нижней поверхности листа, верхнемеловые отложения Вилюйской синеклизы; *8* — четырехугольные клетки эпидермы листа *Nansenia arctica* Sveshn. et Budants. (увел. 250) с крупноволнистыми стенками; ранний мел Земли Франца Иосифа.

под прямыми углами (табл. I, *1*). В зависимости от длины супротивных стенок прямоугольной клетки она может быть: а) квадратная — cellula quadrata, если продольные стенки клетки равны поперечным; б) укороченная — cellula abbreviata, если длина поперечных стенок превышает длину продольных (табл. I, *4а*); в) удлиненная — cellula elongata, если длина продольных стенок превышает длину поперечных более чем в 2 раза; ***Б*** — ромбическая — cellula rhomboidea, если клетка напоминает форму ромба (табл. I, *4б*); ***В***— трапециевидная — cellula trapezoidea, если клетка имеет форму трапеции (табл. I, *6а*).

3. Клетка многоугольная — cellula multangularis, если стенки образуют более четырех углов. Она может быть, в частности, изодиаметрической — cellula isodiametrica, если все стенки клетки равной длины.

Форма клеток эпидермы листа хвойных с изогнутыми стенками — parietes incurvati — при рассмотрении их в проекции может быть следующей.

1. Клетка округлая — cellula orbicularis, если стенки клетки представляют собой дугу, равную приблизительно 1/4 окружности.

2. Клетка эллиптическая — cellula ellipsoidea, если клетка имеет форму эллипса, у хвойных встречается редко: а) клетка широкоэллиптическая — cellula late ellipsoidea, при отношении длины к ширине 1.25 : 1; б) клетка продолговато-эллиптическая — cellula oblongo ellipsoidea, если отношение длины к ширине 2.5 : 1.

Если клетка неопределенной формы (стенки могут быть прямыми и изогнутыми, различаться по длине, а в местах соединения могут образовываться углы или закругления), то ее называют неправильной — cellula irregularis (табл. I, *7*). В зависимости от сочетания стенок клетка неправильной формы может быть: а) прямолинейно-изогнутая — cellula recto-curvilinea, если две супротивные стенки прямые, а две изогнутые или одна из них прямая (табл. I, *3а*); б) удлиненно-прямолинейно-изогнутая — cellula recto-curvilinea elongata, если длина прямолинейно-изогнутой клетки превышает ширину более чем в 2 раза (табл. I, *2*).

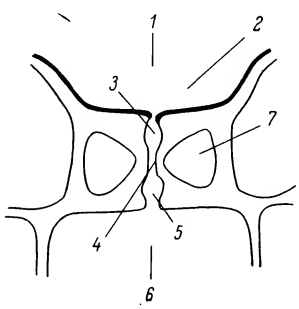


Рис. 2. Обозначения клеток устьица (изображенного схематично) на поперечном срезе.

1 — вход в надустьичную ямку; *2* — надустьичная ямка; *3* — передний дворик; *4* — устьичное отверстие; *5* — задний дворик; *6* — подустьичная полость; *7* — замыкающая клетка.

Мы привели основные типы строения эпидермальных клеток листьев хвойных. Однако у этой группы растений наблюдается в строении клеток эпидермы много переходных форм, которые приходится особо учитывать при описании.

Устьице

Устьице — stoma — видоизмененные клетки эпидермы, приспособленные для газообмена (рис. 2). Устьице — наиболее активная часть устьичного аппарата — apparatus stomatalis, состоит из двух замыкающих клеток — cellulae claudentes и межклетника между ними, называемого устьичным отверстием [1] — apertura.

Устьичное отверстие — apertura, межклетник, непосредственно сообщающийся с окружающей средой.

Клетки замыкающие или устьичные — cellulae claudentes (stomatales) — две специализированные клетки эпидермы, регулирующие газообмен.

Устьичный полюс — polus stomatalis — место смыкания обеих замыкающих клеток.

Передний дворик устьица — vestibulum anterius — полость между выступом — eminentia — верхней стенки замыкающих клеток устьица и наиболее близко соприкасающимися частями апертурных стенок.

---

[1] Часто в литературе устьичное отверстие называется устьичной щелью.

Задний дворик устьица [1] — vestibulum posterius — полость между выступом — eminentia — нижней стенки замыкающих клеток устьица и наиболее близко соприкасающимися частями апертурных стенок.

Устьице погруженное — stoma immersum — устьице, расположенное ниже побочных клеток (см. раздел «Устьичный аппарат»). Иногда у покрытосеменных устьица расположены над побочными клетками (например, у *Rodgersia tabularis* Kom.) и их называют выступающими устьицами — stomata emersa.

Надустьичная полость — cavitas epistomatales, воздушная полость, расположенная над устьицем; в случае погруженного устьица надустьичная полость называется надустьичной ямкой — fovea epistomatalis.



Рис. 3. Устьичные аппараты.

А — моноциклический устьичный аппарат *Tetraclinis articulata* (Vahl.) Mast. (поперечный срез; рисунок из Florin, 1931); *Б* — устьичный аппарат *Sciadopitys verticillata* Sieb. et Zucc. (поперечный срез; рисунок из Florin, 1922) с хорошо выраженным передним двориком.

При рассмотрении эпидермы сверху виден вход в надустьичную ямку — aditus foveae epistomatalis, различной конфигурации: щелевидный — rimiformis (fissuratus), например у *Larix russica* (Endl.) Sabine ex Trautv., табл. II, *7*; продолговатый — oblongus, например у *Keteleeria fortunei* (A. Murr.) Carr.; эллиптический — ellipticus, широко- и продолговато-эллиптический — late et oblongo-ellipticus, при отношении длины к ширине, как 1.25 : 1 и 2.5 : 1, например у *Taiwania cryptomerioides* Hayata, *Sequoiadendron giganteum* (Lindl.) Buchh., *Glyptostrobus pensilis* (Staunt.) K. Koch, табл. II, *4*, *6*; табл. III, *5*; округлый — orbicularis; четырехугольный — quadrangularis, например у *Cathaya argyrophylla* Chun. et Kuang, у *Larix russica* (Endl.) Sabine ex Trautv., табл. II, *3*, *7*; многоугольный — multangularis, например у *Nansenia arctica* Sveshn. et Budants., табл. III, *1*; неправильной формы — irregularis, например у *Florinia papillosa* Sveshn., табл. II, *2*; табл. III, *2*.

Подустьичная полость — cavitas hypostomatalis, воздушная полость, расположенная под устьицем; иногда она может быть заполнена паренхимными клетками, называемыми обтураторными клетками — cellulae obturatoriae.

Устьичный аппарат

Устьичный аппарат — apparatus stomatalis, совокупность устьица, побочных и венечных (околоустьичных) клеток (рис. 4). В некоторых случаях устьичный аппарат состоит только из устьица и побочных клеток.

Клетки околоустьичные — cellulae parastomatales, побочные и венечные клетки, окружающие устьице; иногда околоустьичные клетки состоят только из побочных.

---

[1] Как правило, у хвойных передний и задний дворики отсутствуют (рис. 3, *А*). Четко выраженный передний дворик имеется у *Sciadopitys verticillata* Sieb. et Zucc. (Florin, 1922) — рис. 3, *Б*. Слабо выраженный передний дворик имеется у *Thuja occidentalis* L. и *Juniperus macrocarpa* Sibth et Sm. (Klemm, 1886 из Napp-Zinn, 1966). Задний дворик указывается лишь для *Podocarpus neriifolia* D. Don. (Porsch, 1905).

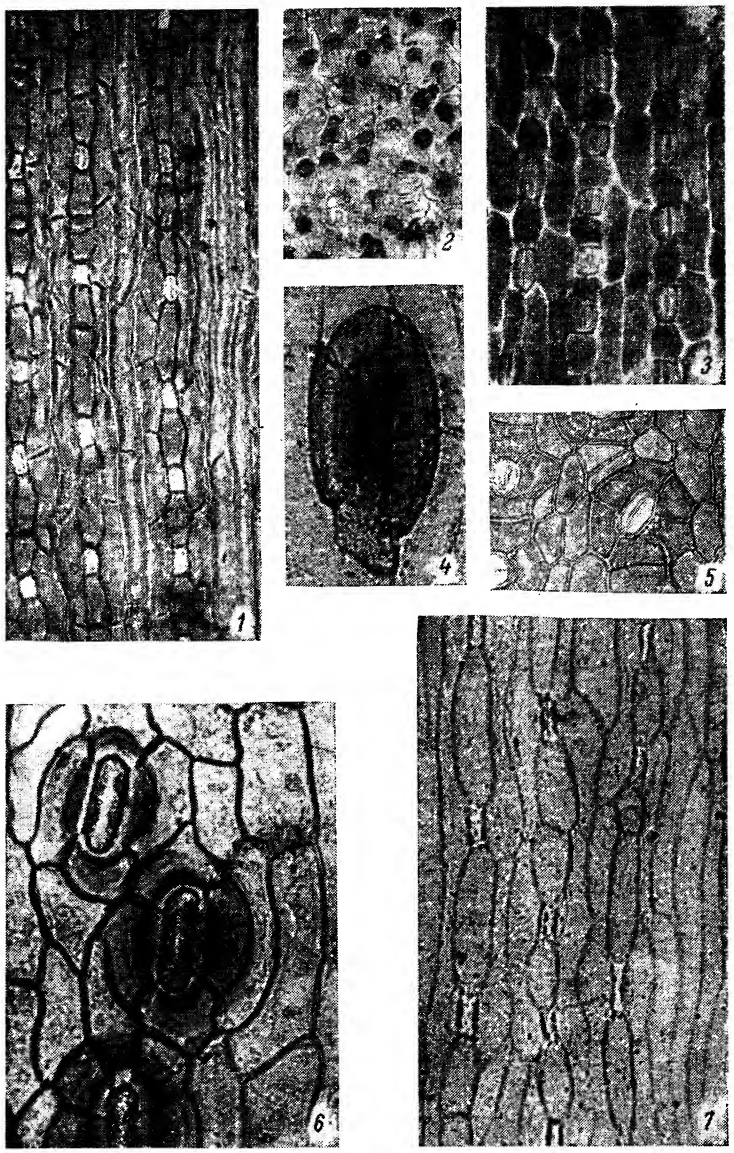


Таблица II.

1 — нерегулярные устьичные аппараты эпидермы листа *Pseudotsuga taxifolia* (Lamb.) Britt., связанные по два, с четырехугольным входом в надустьичную ямку (увел. 240); *2* — регулярные звездообразные устьичные аппараты эпидермы листа *Florinia papillosa* Sveshn. (увел. 240) неправильной формы, осложненными сосочками входом в надустьичную ямку; поздний мел Вилюйской синеклизы; *3* — нерегулярные устьичные аппараты эпидермы листа *Cathaya argyrophylla* Chun. et Kuang, связанные по два (увел. 260), с четырехугольным входом в надустьичную ямку; *4* — регулярный устьичный аппарат эпидермы листа *Sequoiadendron giganteum* (Lindl.) Buchh. (увел. 450) с продолговато-эллиптическим входом в надустьичную ямку; *5* — регулярный звездообразный изолированный устьичный аппарат эпидермы листа *Athrotaxis cupressoides* D. Don (увел. 235) с эллиптическим входом в надустьичную ямку; *6* — регулярные изолированные устьичные аппараты эпидермы листа *Taiwania cryptomerioides* Hayata (увел. 450) с продолговато-эллиптическим входом в надустьичную ямку; *7* — нерегулярные устьичные аппараты эпидермы листа *Larix russica* (Endl.) Sabine ex Trautv. (увел. 240) с четырехугольным и щелевидным входом в надустьичную ямку, связанные по два-три, с общими для двух устьичных аппаратов полярными и для двух-трех устьичных аппаратов боковыми побочными клетками; расположены в полосе в правильных рядах.

Клетки побочные — cellulae accessoriae, видоизмененные клетки эпидермы (независимо от их происхождения), непосредственно примыкающие к замыкающим клеткам устьица. Они разделяются на полярные побочные клетки — cellulae accessoriae polares, расположенные у устьичных полюсов, и боковые побочные клетки — cellulae accessoriae laterales, непосредственно примыкающие к замыкающим клеткам.

Побочные клетки могут принадлежать только одному устьичному аппарату и полностью окружать устьице. В этом случае мы имеем дело с изолированными устьичными аппаратами — apparatus stomatales singuli. Часто побочные (полярные или боковые) клетки могут соприкасаться у двух или нескольких устьичных аппаратов и тогда они называются клетки побочные смежные — cellulae accessoriae contiguae, а устьичные аппараты соответственно — устьичные аппараты смежные — apparatus stomatales contigui. Иногда побочные клетки являются общими для нескольких устьичных аппаратов в ряду или в смежных рядах и тогда они называются клетки побочные (полярные или боковые) общие [1] — cellulae communes, а устьичные аппараты связанные — connexi: а) по два аппарата — binatim connexi, б) по три аппарата — ternatim connexi, в) по нескольку — per paucos connexi.

Клетки венечные — cellulae coronales — видоизмененные клетки эпидермы (независимо от их происхождения), целиком или частично окружающие по-

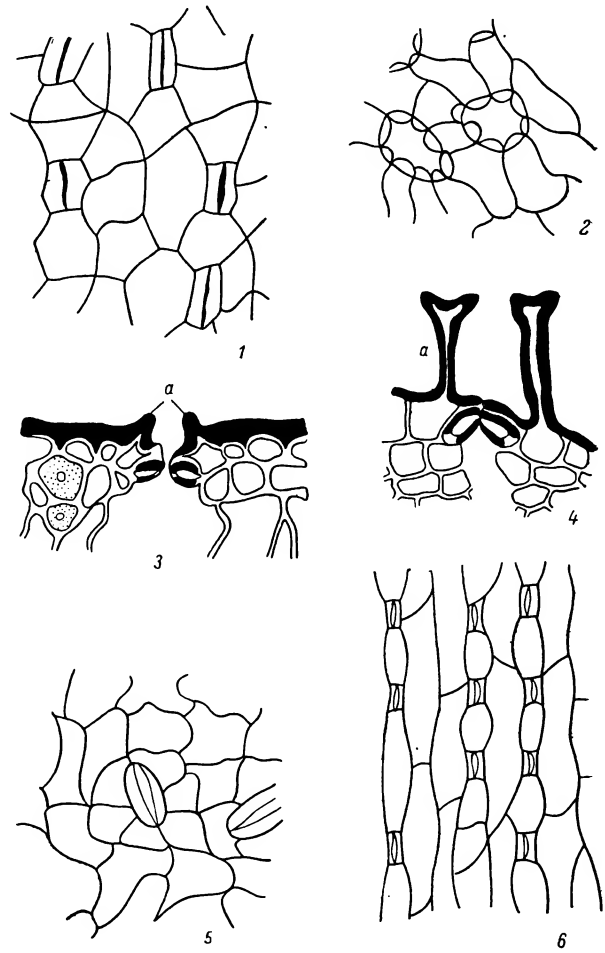


Таблица III.

1 — регулярные звездообразные устьичные аппараты эпидермы листьев *Nansenia arctica* Sveshn. et Budants. (увел. 360), смежные и связанные по два, со смежными и общими побочными клетками и с четырехугольным и многоугольным входом в надустьичную ямку; ранний мел Земли Франца Иосифа; *2* — регулярные звездообразные устьичные аппараты эпидермы листьев *Florinia vilujensis* Sveshn. (увел. 270), связанные по нескольку, с неправильной формы входом в надустьичную ямку; верхнемеловые отложения Вилюйской синеклизы; *3* — устьичный аппарат эпидермы листа *Agathis australis* (Lamb.) Steud. (поперечный срез, увел. 300; рисунок из Florin, 1931), видны сосочки на побочных клетках (*a*); *4* — устьичный аппарат эпидермы листа *Torreya californica* Torr. (поперечный срез, увел. ок. 350); *a* — волоски; *5* — регулярные устьичные аппараты эпидермы листа *Glyptostrobus pensilis* (Staunt.) K. Koch (увел. 450) с эллиптическим входом в надустьичную ямку; *6* — нерегулярные устьичные аппараты эпидермы листа *Larix gmelinii* (Rupr.) Ledeb. (увел. 300; рисунок из Florin, 1931), с четырехугольным входом в надустьичную ямку, связанные по нескольку, с общими для двух устьичных аппаратов полярными клетками и для двух-четырех устьичных аппаратов боковыми побочными клетками.

[1] Часто венечные клетки также являются общими для двух и более устьичных аппаратов. Однако в данном случае речь идет только о побочных клетках, наиболее сильно отличающихся морфологически от клеток эпидермы. Поскольку мы имеем дело не только с современными хвойными, у которых известен тип формирования устьичных аппаратов, но также и с ископаемыми объектами, развитие устьичных аппаратов у которых проследить невозможно, то говорить о наличии венечных клеток, часто сходных морфологических с клетками эпидермы, не представляется возможным.

бочные клетки. Они разделяются на полярные венечные клетки — cellulae coronales polares, расположенные над полярными побочными клетками (над устьичными полюсами), и боковые венечные клетки — cellulae coronales laterales.

Венечные клетки могут располагаться в устьичном аппарате в один ряд или в несколько рядов и тогда они называются соответственно: клетки венечные (полярные или боковые) внутренние — cellulae coronales (polares et laterales) interiores, если примыкают непосредственно к побочным клеткам; клетки венечные наружные — cellulae coronales exteriores, если примыкают непосредственно к клеткам эпидермы, и клетки венечные средние — cellulae coronales mediae, располагающиеся между внутренними и наружными венечными клетками.

Часто венечные клетки являются общими для нескольких устьичных аппаратов в ряду или в смежных рядах и тогда они называются клетки венечные (полярные или боковые) общие — cellulae coronales (polares vel laterales) communes.

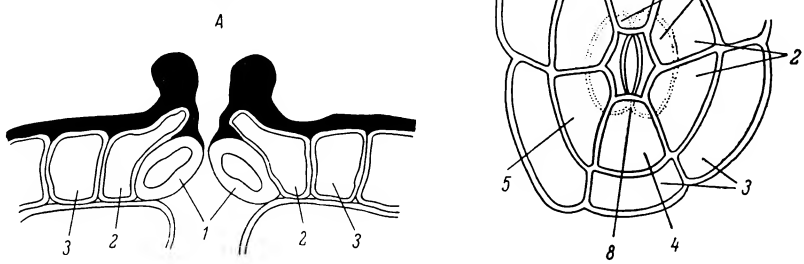


Рис. 4. Схематичное изображение устьичного аппарата хвойных с обозначением клеток на поперечном срезе (*А*) и при рассмотрении устьичного аппарата сверху (*Б*).

А: *1* — замыкающие клетки; *2* — побочные клетки; *3* — венечные клетки; *Б*: *1* — замыкающие клетки; *2* — побочные клетки; *3* — венечные клетки; *4* — полярная побочная клетка; *5* — боковая побочная клетка; *6* — полярная венечная клетка; *7* — боковая венечная клетка; *8* — устьичный полюс.

Устьичные аппараты можно разделить по их происхождению, т. е. по формированию в онтогенезе. Такая попытка и была предпринята Флорином (1933), который разделил устьичные аппараты голосеменных на гаплохейльные (haplocheili) — примитивный тип, и синдетохейльные (syndetocheili) — продвинутый тип. В соответствии со строением сформировавшегося устьичного аппарата Флорин считал, что гаплохейльный тип устьичных аппаратов имеет несколько побочных клеток, беспорядочно расположенных вокруг замыкающих клеток устьица, тогда как синдетохейльный — имеет две побочные клетки, расположенные параллельно замыкающим. Флорин также считал, что у гаплохейльного типа замыкающие клетки возникают в результате одного деления материнской клетки, а околоустьичные клетки возникают непосредственно из протодермальных клеток, окружающих материнскую клетку устьица и равноценны ей. У синдетохейльного же типа материнская клетка сразу делится на три и из центральной последующим делением образуются две замыкающих клетки, а боковые дифференцируются в околоустьичные, т. е. замыкающие и побочные клетки развиваются из одной материнской.

Одновременно Флорин предложил называть перигенными — perigenus — околоустьичные клетки, возникшие из разных с замыкающими материнских клеток, и мезогенными — mesogenus — околоустьичные клетки, возникшие из одной с замыкающими материнской клетки.

Однако дальнейшие исследования формирования устьичных аппаратов в онтогенезе показали, что устьичные аппараты ряда видов *Gnetum*, определяемые рядом авторов как синдетохейльные (Takeda, 1913; Florin, 1931), по способу формирования в онтогенезе оказались гаплохейльными (Mahe-

shwari a. Vasil, 1961). С другой стороны, некоторые устьичные аппараты, по виду гаплохейльные (например, у *Notonia grandiflora* DC.), формируются в онтогенезе как синдетохейльные (Pant a. Verma, 1963).

Изучив онтогенез устьичных аппаратов многих растений, Пант и Мера (Pant a. Mehra, 1964; Pant, 1965) предложили свою терминологию устьичных аппаратов, основанную на их онтогенезе:

мезогенный тип устьичного аппарата — apparatus stomatalis mesogenus, у которого замыкающие и околоустьичные клетки возникают из одной протодермальной материнской клетки;

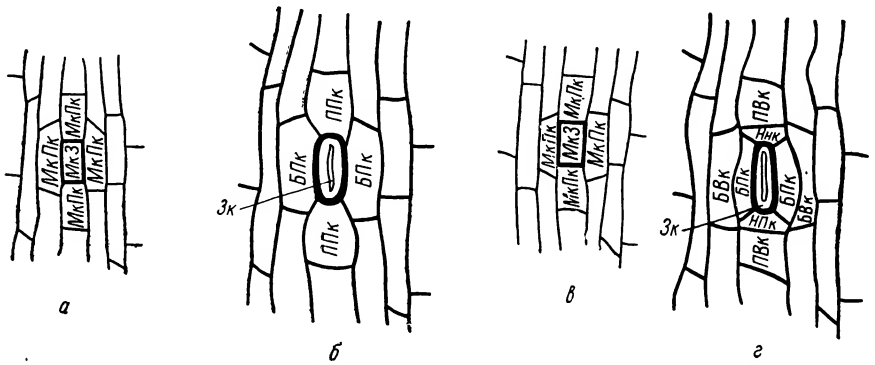


Рис. 5. Схема образования моноциклического (*а*, *б*) и амфициклического (*в*, *г*) устьичных аппаратов хвойных.

МкЗ — материнская клетка замыкающих клеток; *МкПк* — материнская клетка побочных клеток; *Зк* — замыкающие клетки; *БПк* — боковые побочные клетки; *ППк* — полярные побочные клетки; *ПВк* — полярные венечные клетки; *БВк* — боковые венечные клетки (по Florin, 1931).

перигенный — apparatus stomatalis perigenus, у которого замыкающие и околоустьичные клетки возникают из разных протодермальных материнских клеток;

мезоперигенный — apparatus stomatalis mesoperigenus — промежуточный, у которого одна побочная клетка возникает из той же протодермальной, что и замыкающие, а остальные — из соседних.

В зависимости от участия побочных и венечных клеток в устьичном аппарате хвойных Флорин (1931) различает их как моноциклические — apparatus stomatales monocyclici, если устьице окружено только побочными клетками, образовавшимися путем непосредственного превращения в них материнских побочных клеток, и амфициклические — apparatus stomatales amphicyclici, если устьице окружено побочными и венечными клетками; последние могут быть расположены в несколько кругов, часто неполных. Околоустьичные клетки образуются в данном случае путем одно- или двукратного деления материнской побочной клетки (рис. 5).

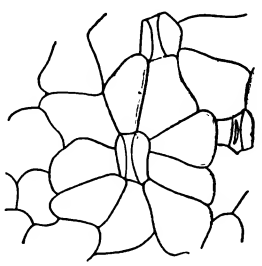


Рис. 6. Звездообразные устьичные аппараты *Amentotaxus argotaenia* (Hance) Pilg. (рисунок из Florin, 1931).

В зависимости от расположения побочных клеток устьичные аппараты хвойных можно разделить на регулярные — apparatus stomatales regulares, когда побочные клетки в своем очертании имеют форму более или менее правильного кольца, например у *Sequoiadendron giganteum* (Lindl.) Buchh., табл. II, *4*; *Taiwania cryptomerioides* Hayata, табл. II, *6*; *Clyptostrobus pensilis* (Staunt.) K. Koch, табл. III, *5*, и многие другие. Среди этого типа встречаются устьичные аппараты звездообразные — apparatus stomatales stellati, со звездообразным расположением побочных клеток, например у *Amentotaxus argotaenia* (Hance) Pilger, рис. 6, по Florin, 1931; *Florinia papillosa* Sveshn., табл. II, *2*; *Athrotaxis cupressoides* D. Don, табл. II, *5*.

И нерегулярные[1] — apparatus stomatales irregulares, когда побочные клетки, а чаще всего полярные сильно выдаются и нарушают очертания кольца, например у *Pseudotsuga taxifolia* (Lamb.) Britt., табл. II, *1*; *Cathaya argyrophylla* Chun. et Kuang, табл. II, *3*; *Larix russica* (Endl.) Sabine ex Trautv., табл. II, *7*; *Larix gmelinii* (Rupr.) Ledeb., табл. III, *6*.

Верхние горизонтальные стенки околоустьичных клеток кутинизированы или лигнифицированы, вследствие чего утолщены или, кроме того, имеют различного рода выросты — excrescentia или утолщения — incrassatio различной конфигурации. В зависимости от этого различают: 1) верхняя горизонтальная стенка ровная — paries aequicrassus, если она одинаковой толщины; 2) верхняя горизонтальная стенка неровная — paries inaequicrassus, если она различной толщины, в частности а) верхняя горизонтальная стенка ребристая — paries costatus, когда утолщение образуется в виде ребра вокруг устьичной ямки; б) верхняя горизонтальная стенка сосочковаторебристая — paries papilloso-costatus, когда ребристый выступ вокруг устьичной ямки осложнен сосочками; в) верхняя горизонтальная стенка с сосочками — paries papillosus, когда побочные клетки имеют выросты в виде сосочков, окружающие устьичную ямку; г) верхняя горизонтальная стенка с волосками — paries pilosus, когда побочные клетки имеют волосовидные выросты, окружающие устьичную ямку. Частным случаем является наличие так называемого кольца Флорина — paries anulo Florini praeditus — светлое кольцо вокруг замыкающих клеток (при рассмотрении устьичного аппарата сверху), проходящее через побочные клетки ближе к границе с венечными клетками. Кольцо образовано за счет внутренней борозды, имеющейся в кутикулярном слое верхней горизонтальной стенки побочных клеток. Кольцо Флорина характерно для некоторых подразделений секции *Eupodocarpus* рода *Podocarpus*.

Топография устьичных аппаратов

В зависимости от характера расположения устьичных аппаратов на поверхности листа различают их размещение:

1) рассеянное — regulariter dispersi, когда устьичные аппараты расположены равномерно по всей поверхности листа;

2) группами — gregatim dispositi, когда устьичные аппараты сгруппированы на отдельных участках поверхности листа (например, у *Athrotaxis selaginoides* D. Don);

3) рядами — seriati, когда устьичные аппараты расположены так, что образуют прямую, проходящую более или менее параллельно вертикально-продольной плоскости листа, при этом различают: а) ряды непрерывные — continue seriati, если устьичные аппараты расположены в ряду равномерно, без заметных интервалов; б) ряды прерывистые — interrupte seriati, если устьичные аппараты расположены в ряду с заметными интервалами; в) ряды правильные — regulariter seriati, если ряды прямые, направлены от верхушки к основанию листа; г) ряды неправильные — irregulariter seriati, если ряды изломанные, состоят из коротких прямых участков, соединенных друг с другом под углом;

4) в полосах — taeniati, когда устьичные аппараты расположены в пределах участков листа в виде полос; для большинства хвойных характерно наличие двух полос на каждой поверхности листа, расположенных обычно по одной с каждой стороны от вертикально-продольной плоскости листа; иногда полосы могут быть слитыми — confluenter seriati, если они соединены в верхней, средней или нижней частях листа; устьичные аппараты в полосах могут располагаться: а) разбросанно — irregulariter dispositi (dispersi), если они расположены в беспорядке; б) рядами — seriati (bi-, tri-, decem-seriati), если устьичные аппараты расположены в полосе в два,

[1] См. выше, при описании побочных клеток, об изолированных и связанных устьичных аппаратах.

три..., десять и более рядов; ряды в полосах могут быть непрерывными и прерывистыми, правильными и неправильными (см. выше о рядах);

5) в бороздах — concavi, в вогнутых полосах, часто с сосочками по краю. Обычно в бороздах устьица расположены разбросанно (например, у *Sciadopitys verticillata* Sieb. et Zucc., у видов рода *Torreya*).

В зависимости от ориентации замыкающих клеток устьица по отношению к вертикально-продольной плоскости листа (при рассмотрении устьиц сверху) устьичные аппараты могут быть ориентированы: параллельно — paralleli, если замыкающие клетки расположены параллельно к вертикально-продольной плоскости листа; перпендикулярно — perpendiculares, если замыкающие клетки расположены перпендикулярно вертикально-продольной плоскости листа; косо — oblique, если замыкающие клетки расположены косо по отношению к вертикально-продольной плоскости листа.

В зависимости от расположения устьичных аппаратов на верхней, нижней или на обеих поверхностях листа, различают: а) листья гипостоматные — folia hypostomata, если устьичные аппараты расположены только на нижней поверхности листа; б) листья эпистоматные — folia epistomata, если устьичные аппараты расположены только на верхней поверхности листа; в) листья амфистоматные — folia amphistomata, когда устьичные аппараты расположены на обеих поверхностях листа.

ЛИТЕРАТУРА

Аблаев А. Г. (1968). Находки листьев лавровых в верхнем мелу Приморья. Палеонт. журн., 4. — Баранова М. А. (1968). Стоматография и систематика (рецензия на работу С. A. Stace «Cuticular studies as an aid to plant taxonomy». Bull. British Museum [Nat. History], v. 4, N 1. 1965 : 1—78). Бот. журн., 3. — Гомолицкий Н. П. (1962). *Podocarpophyllum* — новый род хвойных из юрских угленосных отложений Ангрена в Средней Азии. Бот. журн., 7. — Гомолицкий Н. П. (1964). Новые юрские хвойные из юго-западных отрогов Гиссарского хребта. Бот. журн., 10. — Гриневецкий Б. (1913). Анатомическое исследование над устьицами. Тр. общ. естествоиспыт. при имп. Юрьевском унив., XXI. — Долуденко М. П. (1963). Новый род *Sciadopitytes* из юрских отложений Западной Украины. Палеонт. журн., 1. — Дорофеев П. И. и И. Н. Свешникова. (1959). О находке остатков рода *Sciadopitys* Sieb. et Zucc. в верхнемеловых отложениях Урала. ДАН СССР, 128, 6. — Дорофеев П. И. и И. Н. Свешникова. (1963). О представителях рода *Athrotaxis* из палеогена Калининградской области. Палеонт. журн., 2. — Забинкова И. Н. и М. Э. Кирпичников. (1957). Справочное пособие по систематике высших растений, II. — Захаревич С. Ф. (1954). К методике описания эпидермиса листа. Вестн. Ленингр. унив., сер. биолог., геогр. и геолог., 4. — Колаковский А. А. и А. К. Шакрыл. (1968). *Colchidia* — новый род *Pinaceae* из сармата Абхазии. Палеонт. журн., 4 — Колесникова Т. Д. (1956). К флоре буроугольных отложений Башкирии. ДАН СССР, 111, 3. — Красилов В. А. (1965а). Араукариевые из нижнего мела Приморья. Палеонт. журн., 2. — Красилов В. А. (1965б). Новые хвойные из нижнемеловых отложений Приморья. Бот. журн., 10. — Красилов В. А. (1967). Раннемеловая флора Южного Приморья и ее значение для стратиграфии. — Красилов В. А. (1968). О классификации устьичных аппаратов. Палеонт. журн., 1. — Мейен С. В. (1965). О классификации дисперсных кутикул. Палеонт. журн., 4. — Раздорский В. Ф. (1949). Анатомия растений. — Самылина В. А. (1961). Новые данные о нижнемеловой флоре Южного Приморья. Бот. журн., 5. — Самылина В. А. (1963). Мезозойская флора нижнего течения р. Алдана. Тр. БИН АН СССР, сер. 8, Палеоботаника, IV. — Свешникова И. Н. (1952). Применение анатомического исследования эпидермиса и кутикулы при определении ископаемой хвои. ДАН СССР, 84, 1. — Свешникова И. Н. (1953). Находка рода *Cryptomeria* Don в мэотических отложениях Грузии. ДАН СССР, 92, 2. — Свешникова И. Н. (1957). К эоценовой флоре юго-западной Украины. Сб. памяти А. Н. Криштофовича. — Свешникова И. Н. (1963). Атлас и определитель современных и ископаемых представителей семейств *Sciadopityaceae* и *Taxodiaceae* на основании строения эпидермы листьев. Тр. БИН АН СССР, сер. 8, Палеоботаника, IV. — Свешникова И. Н. (1964). Представитель рода *Cathaya* (*Pinaceae*) из плиоцена Абхазии. Палеонт. журн., 2. — Свешникова И. Н. (1967). Позднемеловые хвойные Советского Союза. I. Ископаемые хвойные Вилюйской синеклизы. Тр. БИН АН СССР, сер. 8, Палеоботаника, IV. — Свешникова И. Н. и Л. Ю. Буданцев. (1959). Третичная флора Калининградского полуострова (*Taxodiaceae*). Бот. журн., 2. — Свешникова И. Н. и Л. Ю. Буданцев. (1967). *Nansenia* — новый род сем. *Pinaceae* из нижнемеловых отложений Земли Франца Иосифа. Палеонт. журн., 3. — Свешникова И. Н. и Л. Ю. Буданцев. (1969). Ископаемые флоры Арктики. I. — Федоров Ал. А., М. Э. Кирпичников

и З. Т. Артюшенко. (1956). Атлас по описательной морфологии высших растений. Лист. — Яценко-Хмелевский А. А. (1961). Краткий курс анатомии растений. — Buchholz J. T. a. N. E. Gray. (1948a). A taxonomic revision of *Podocarpus*. I. The sections of the genus and their subdivisions with special reference to leaf anatomy. Journ. Arnold Arbor., 29, 1. — Buchholz J. T. a. N. E. Gray. (1948б). A taxonomic revision of *Podocarpus*. II. The American species of *Podocarpus*: Section *Stachycarpus*. Journ. Arnold Arbor.; 29, 1. — Buchholz J. T. a. N. E. Gray. (1948в). A Taxonomic revision of *Podocarpus*. IV. The american species of section *Eupodocarpus*, sub-sections C and D. Journ. Arnold Arbor., 29, 2. — Esau K. (1965). Plant anatomy. — Florin R. (1920). Über Cuticularstructuren der Blätter bei einigen rezenten und fossilen Coniferen. Ark. Bot., 16, 6. — Florin R. (1922). On the geological history of the *Sciadopitineae*. Svensk. Bot. Tidskr., 16. — Florin R. (1931). Untersuchungen zur Stammesgeschichte der *Coniferales* und *Cordaitales*. I. Rgl. Svensk. Vetenskapsakad. Handl., Ser. 3, 10, 1. — Florin R. (1933). Studien über die *Cycadales* des Mesozoikums nebst Erörterungen über die Spaltöffnungsapparate der *Bennettitales*. Kungl. Svensk. Vetenskapsakad. Handl., ser. 3, 12 (5). — Florin R. (1940). The Tertiary fossil conifers in South Chile and their phytogeographical significance, with a review of the fossil conifers of southern lands. Kungl. Svensk. Vetenskapsakad. Handl., Ser., 3, 19 (2). — Florin R. (1958). On Jurassic taxads and conifers from north-western Europe and eastern Greenland. Acta Hort. Berg., 17 (10). — Gray N. E. a. J. T. Buchholz. (1948). A taxonomic revision of *Podocarpus*. III. The american species of *Podocarpus*: section *Polypodiopsis*. Journ. Arnold Arbor., 29, 2. — Gray N. E. a. J. T. Buchholz. (1951a). A taxonomic revision of *Podocarpus*. V. The South pacific Species of *Podocarpus*: Section *Stachycarpus*. Journ. Arnold Arbor.; 32, 1. — Gray N. E. a. J. T. Buchholz. (1951б). A taxonomic revision of *Podocarpus*. VI. The South Pacific species of *Podocarpus*: Section *Sundocarpus*. Journ. Arnold Arbor., 32, 1. — Harris T. M. (1926, 1932a, б, 1935). The Rhaetic flora of Scoresby Sound, East greenland, Medd. om Grönl., 68 (1926), 85, 3 (1932a), 85, 5, (1932б), 112, 1 (1935). — Hildebrand F. (1860). Der Bau der Coniferenspaltöffnungen und einige Bemerkungen über die Vertheilung derselben. Bot. Ztg., 18. — Kidwai P. (1965). Stomatal ontogeny in some *Onagraceae* and *Trapa*. Current Sci., 34, 8. — Klemm P. (1886). Über den Bau der beblätterten Zweige der Cupressineen. Jahrb. Wiss. Bot., 17. — Kräusel R. (1923). Paläobotanische Notizen. VII. Über Papillenbildung an den Spaltöffnungen einiger fossiler Gymnospermen. Senckenbergiana, 5. — Maheshwari P. a. V. Vasil. (1961). The stomata of *Gnetum*. Ann. Bot., N. S., 25, 99. — Metcalfe C. R. a. L. Chalk. (1950). Anatomy of the dicotyledons. — Napp-Zinn K. (1966). Anatomie des Blattes. I. Blattanatomie der Gymnospermen. — Nathorst A. G. (1907). *Pseudocycas*, eine neue Cycadophyten-gattung aus den cenomanen Kreideablagerungen Grönlands. Kungl. Svensk. Vetenskapsakad. Handl., 42, 5. — Paliwal G. S. (1965). The development of stomata in *Basella rubra* Linn. Phytomorphology, 15, 1. — Pant D. D. (1965). On the ontogeny of stomata and other homologous structures. Plant Sci., Series I. — Pant D. D. a. P. F. Kidwai. (1964). On the diversity of the development and organization of stomata in *Phyla nodiflora* Michx. Current Sci., 32, 21. — Pant D. D. a. B. Mehra. (1964). Development of stomata in leaves of three species of *Cycas* and *Ginkgo biloba* L. Journ. Linn. Soc. London, 58, 375. — Pant D. D. a. B. K. Verma. (1963). Development of stomata in leaves of *Notonia grandiflora* DC. Journ. Indian Bot. Soc., 42, 3. — Porsch O. (1905). Der Spaltoffnungs-apparat im Lichte der Phylogenie. Ein Beitrag zur phylogenetischen Pflanzenhistologie. — Seward A. C. (1926). The Cretaceous Plant-bearing rocks of Western Greenland. Phil. Trans. R. Soc., London, Ser. B., 215. — Seward A. C. a. V. Conway. (1935). Additional Cretaceous Plants from Western Greenland. Kungl. Svensk. Vetenskapsakdem. Handl., Tredje Ser., 15, 3. — Stace C. A. (1965). Cuticular studies as an aid to Plant Taxonomy. Bull. British Museum (Natural history), Botany, 4, 1. — Strasburger E. (1867). Ein Beitrag zur Entwicklungsgeschichte der Spaltöffnungen. Jahrb. Wiss. Bot., 5. — Takeda H. (1913). Development of Stomata in *Gnetum gnemon*. Ann. Bot., 27. — Vesque J. (1889). De l'emploi des characteres anatomiques dans la classification des végétaux. Bull. Soc. Bot. France, 36.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 31 VII 1969).

SUMMARY

The terminology concerning the stomata and stomatic apparatus in recent and fossil coniferous particularly is elaborated. Two morphological types of stomatic apparatuses are distinguished and over 100 terms in Russian and Latin proposed. Each term is supplied by a detailed explanation and a precise definition; most of them are illustrated by drawings, schemes and microphotographs.

УДК 581.45 (582.892)

И. В. Грушвицкий и Н. Т. Скворцова

О НОВОМ ТИПЕ СЛОЖНОГО ЛИСТА. ПУЧКОВАТОСЛОЖНЫЙ ЛИСТ ВИДОВ Р. *SCHEFFLERA* FORST. ET FORST. F. *(ARALIACEAE)*

С 6 рисунками

I. V. GRUSHVITZKY AND N. T. SKVORTZOVA.
ON A NEW COMPOUND LEAF TYPE. THE BUNDLE COMPOUND LEAF IN THE SPECIES OF THE GENUS *SCHEFFLERA* FORST. ET FORST. F. (*ARALIACEAE*)

Совершенно справедливо указывают, что самая старая из ботанических дисциплин — морфология растений, вступившая в пятый период своего развития в конце XIX в. (Щербакова, 1960), продолжает развиваться до настоящего времени. Наши знания о строении, происхождении, связях и функциях различных органов растений постоянно углубляются, что находит отражение и в терминологии.

Особо следует подчеркнуть прогрессирующее за последнее время обогащение морфологии растений в связи с все более широким и углубленным изучением представителей тропических флор. Ван-Стеенис (van Steenis, 1937, — цит. по: Ричардс, 1961) по этому поводу отмечает, что в большинстве ботанических исследований в свое время отправной точкой являлся растительный мир Европы, обедненный и в значительной степени антропогенный и что для определения всего объема того или иного биологического явления следовало бы исходить из изучения наиболее богатой и многообразной тропической природы. Нет сомнения, что ботанические исследования в тропиках еще долго будут давать новые материалы для критического пересмотра установившихся понятий и классификаций.

Если говорить о недавних открытиях в тропиках, то можно привести пример установления у тропического дерева из сем. *Meliaceae* — эндема Коста-Рики *Guarea rhapalocarpa* Radlk. продолжительного, в течение многих лет, верхушечного роста перистосложного листа, сопровождаемого типичным для древесного стебля вторичным утолщением рахиса и черешка (с отчетливо выраженными годичными кольцами древесины) и образованием у них перидермы, чем этот лист резко отличается от всех других изученных листьев (Skutch, 1946).

К числу подобных необычных находок в тропиках, по-видимому, можно отнести и находки нескольких видов рода *Schefflera* Forst. et Forst. f. с листьями совершенно нового типа (рис. 1), которые авторы назвали пучковатосложными (Грушвицкий и Скворцова, 1968).

В октябре 1963 г. одним из авторов (Грушвицкий) совместно с П. Г. Горовым в окрестностях Шапа (пров. Лаокай ДРВ) были найдены растения первого из этих видов, позднее описанного как *Sch. vietnamensis* Grushv. et N. Skvorts. (Грушвицкий и Скворцова, 1966). Необычная форма его листьев поразила коллекторов большим количеством листочков и расположением их на конце черешка пучком, подобно расположению цветков в зонтике. Листья такого же строения были обнаружены нами в дальней-

шем у двух видов *Schefflera* из того же района (Шапа), а именно у ранее описанной *Sch. chapana* Harms и у нового вида *Sch. kornasii* Grushv. et N. Skvorts. (Грушвицкий и Скворцова, 1966). Позднее, в ходе экспедиции 1966 г. в соседнюю с провинцией Лаокай провинцию Хажанг, мы нашли еще три вида данного рода с пучковатосложными листьями. Два из них были описаны как *Sch. fasciculifoliolata* Grushv. et N. Skvorts. и *Sch. laxiuscula* Grushv. et N. Skvorts., а третий — *Schefflera* sp. (Грушвицкий, Арнаутов, Чыонг Кань и Фам ван Нгуен, № 37, 3 XII 1966), вегетировавший, остался неидентифицированным (Грушвицкий и Скворцова, 1969). Наконец, по типовым образцам удалось установить, что такой же тип листа свойствен двум ранее описанным из Китая видам рода — *Sch. hainanensis* Merr. et Chun (Хайнань, пров. Юньнань) и *Sch. metcalfiana* Merr. (Гуанси-Чжуанский авт. район), что, как ни удивительно, не было отмечено авторами описаний.



Рис. 1. *Schefflera fasciculifoliolata* Grushv. et N. Skvorts. Пучковатосложный лист.

Таким образом, к настоящему времени мы имеем дело с 7 (а может быть и 8) близкородственными видами, обладающими своеобразным пучковатосложным листом. По этому и ряду других признаков авторы сочли необходимым выделить данную группу видов в особую подсекцию — subsect. *Glummea* Grushv. et N. Skvorts. в пределах секции *Agalma* (Miq.) Tseng et Hoo (Грушвицкий и Скворцова, 1969).

Здесь следует подчеркнуть, что по характеру отличий, по общему очень ограниченному ареалу подсекцию эту следует признать очень молодой, а процесс видообразования в ней идущим буквально на наших глазах.

В дальнейшем такой же многолисточковый пучковатосложный лист мы обнаружили и у китайской *Sch. minutistellata* Merr. — представителя другой секции рода (sect. *Schefflera*; subsect. *Octophyllae* Tseng et Hoo), отличающейся не кистевидным расположением цветков, а типичными для большинства аралиевых зонтиками.

Для пучковатосложного листа характерны следующие основные черты.

1. Листья, как правило, крупные, до 70—75 см дл. (с черешком). Исключение составляет китайский вид *Sch. metcalfiana*, у которой общая длина листа составляет всего 20—23 см.

2. Все листья взрослых растений — многолисточковые, причем число листочков в листе значительно колеблется как в пределах вида, так и на одном растении (листья под соцветием обычно менее дифференцированы). Приводим ниже данные о количестве листочков в листе у различных видов: *Sch. hainanensis* — 15—16 (22), *Sch. metcalfiana* — (12) 15 (19), *Sch. minutistellata* — 7—17 (Li, 1942), *Sch.* sp. (№ 37) — 10—16, *Sch. vietnamensis* — (12)14—15, *Sch. kornasii* — 11—13, *Sch. fasciculifoliolata* — (7) 10—13, *Sch. chapana* — 9—10 (12), *Sch. laxiuscula* — (8) 10—11.

Здесь отметим, что многолисточковые листья характерны и для ряда других видов обширного рода *Schefflera* с типичным для него колесовидным (!) расположением листочков. Это, в частности, *Sch. actinophylla* (Endl.)

Harms (Австралия) — до 14 листочков; *Sch. cinnamomea* Merr. (Филиппинские острова) — 12—13; *Sch. oblongifolia* Merr. и *Sch. panayensis* Merr. (там же) — 10—12; *Sch. apoensis* Elm. (там же) — 9—12; *Sch. elliptifolia* Merr. и *Sch. perlucida* Elm. (там же) — 9—11; *Sch. albido-bracteata* (о. Борнео) — 7—13; *Sch. stenopetala* Harms (Новая Гвинея) — 13—14 и др.

3. Листочки одного листа резко неодинаковы как по длине и ширине, так и по длине черешочков, с постепенными переходами от самых крупных до самых мелких. Для примера приведем такой ряд в отношении длины черешочков у одного 14-листочкового листа *Sch. metcalfiana* (в см): 4.7—4.5—4.3—3.8—3.8—3.2—3.0 — 2.8—2.5 — 2.0 — 2.0 — 1.5—1.2 — 0.9. В данном случае самый длинный черешочек более чем в 5 раз длиннее самого короткого. Примерно такие же соотношения у других видов; у *Sch. minutistellata* самый длинный черешочек даже в 12 раз длиннее самого короткого.

4. Наконец, наиболее своеобразной чертой рассматриваемого типа листа является пучковатое расположение листочков, при котором наряду с розеткой более крупных краевых листочков (у взрослого листа их 9—11) от расширенного апекса черешка отходит от 1 до 8 «центральных» или «внутренних» листочков, придавая всему листу структурное сходство с цветочным зонтиком (в одном случае у 19-листочкового листа *Sch. metcalfiana* мы наблюдали даже как бы третий круг, включавший один маленький центральный листочек). Последнее настолько не соответствует общепринятой характеристике пальчатосложного листа, свойственного роду *Schefflera* в целом, что мы сочли возможным и необходимым дать такому листу новое наименование — п у ч к о в а т о с л о ж н ы й лист — folium fasciculiforme.

Листья такого строения среди других цветковых нам неизвестны. Наши попытки найти его среди других аралиевых, а также в сем. *Bombacaceae*, *Euphorbiaceae*, *Sterculiaceae* и некоторых других, где пальчатосложные листья наиболее распространены, не привели к положительному результату. Нечто близкое, однако, было обнаружено нами даже у растений умеренной флоры. По нашим наблюдениям над лупином многолистным *Lupinus polyphyllus* Lindl., у его листьев в случаях аномалий (примерно 1 случай на 100 проверенных листьев) наблюдается пролиферация апекса черешка, имеющего у *L. polyphyllus* форму округлой площадки, с образованием одного, реже двух, как правило, мелких, вертикально направленных листочков. Аналогичные тератологические явления мы наблюдали также у листьев оранжерейной бегонии пальчатой *Begonia digitata* Radd. (Бразилия) и на простом щитовидном листе у *Mallotus barbatus* Muell. (Южная Азия).

Однако в отличие от этих аномалий пролиферация апекса черешка у рассматриваемых видов р. *Schefflera* является их постоянной особенностью; расположение листочков пучком характерно для всех листьев взрослых растений.

В этом отношении было особенно интересно проследить развитие таких листьев в онтогенезе. Возможность решения этой задачи была обеспечена находкой рядом со взрослыми растениями *Sch. fasciculifoliolata* и *Schefflera* sp. (экз. № 37) их разновозрастного семенного возобновления.

У молодых растений с листьями, достигшими половины размеров листьев взрослых экземпляров, в центре розетки из краевых листочков находилось по два листочка. У 4-летних сеянцев наряду с 8—9 (5 — у *Sch. fasciculifoliolata*) краевыми был всего один внутренний листочек. Наконец, у 2-летних — листья имели однотипное строение: один внутренний листочек в окружении 5 краевых.

Дальнейшие наблюдения над первым появлением такого простейшего пучковатосложного листа были проведены после проращивания семян *Sch. fasciculifoliolata* в условиях оранжереи.

К концу 1-го вегетационного периода на стебле сеянца (модельный экземпляр) сохранились все 8 сформированных листьев и даже семядоли (см. Грушвицкий и Скворцова, 1969, рис. 3). Первые 4 листа были простыми

ТАБЛИЦА 1

Продолжительность существования листьев сеянца *Schefflera fasciculifoliolata*, появившихся в 1-й год его развития

Порядковый номер листьев	Появление	Отмирание	Продолжительность жизни (в месяцах)
1-й	15 V 1967	12 VI 1968	13
2-й	24 V 1967	12 VI 1968	12.5
3-й	15 VI 1967	24 IX 1968	15
4-й	29 VI 1967	24 X 1968	15
5-й	15 VII 1967	16 X 1968	15
6-й	20 VII 1967	25 XI 1968	16
7-й	24 VIII 1967	20 I 1969	17
8-й	24 X 1967	18 II 1969	16

цельными, 5-й — простым трехлопастным, 6-й и 7-й — пальчатосложными пятерными с типичными для большинства других видов *Schefflera* различиями в величине листочков: самый крупный — терминальный, самые мелкие — пара базальных. Наконец, развернувшийся последним (к осени) 8-й лист имел в центре такой же «розетки» из 5 наружных листочков один внутренний, вертикальностоящий и как бы продолжающий линию черешка.



Рис. 2. Двухлетний сеянец *Schefflera fasciculifoliolata* Grushv. et N. Skvorts.

Таким образом, расположение листочков пучком проявляется в онтогенезе очень рано, еще в конце 1-го года развития сеянца, и его формированию предшествует развитие типичных пятерных пальчатосложных листьев, характерных в целом для рода.

В течение 2-го вегетационного периода последовательно отпали семядоли и все указанные выше листья, кроме 8-го (он опал перед началом 3-го сезона). Табл. 1 дает представление о продолжительности их существования.

В течение 2-го года развития сеянца появились 7 новых листьев со все более сложной структурой, что видно из их «формул» (центральные листочки даны вторым слагаемым) в последовательном ряду: 5+1; 4 (10-й лист); 5+1; 5+1; 6+1; 7+1; 7+2 (рис. 2). Отметим, что появившийся 5 III 1968 10-й лист имел упрощенное строение, что, по-видимому, отражает неблагоприятные для внутрипочечной дифференциации условия в период зимовки растения. Появившийся в конце 2-го года роста сеянца 16-й лист имел уже все указанные выше черты пучковатосложных листьев.

Появление центральных листочков, как показали наши наблюдения, связано с процессами внутрипочечной дифференциации; во всех случаях при раскрывании почки и развертывании листа центральный листочек (или листочки) уже был вполне сформирован так же, как и остальные (краевые).

Последовательность заложения листочков пучковатосложного листа в ходе внутрипочечной дифференциации мы попытались прежде всего установить морфологическим анализом, основываясь на указанном выше значительном диапазоне различий в их величине и условно принимая бо́льшие по длине листочки сформированного листа за ранее заложившиеся. На рис. 3 схематически представлены данные такого анализа в от-

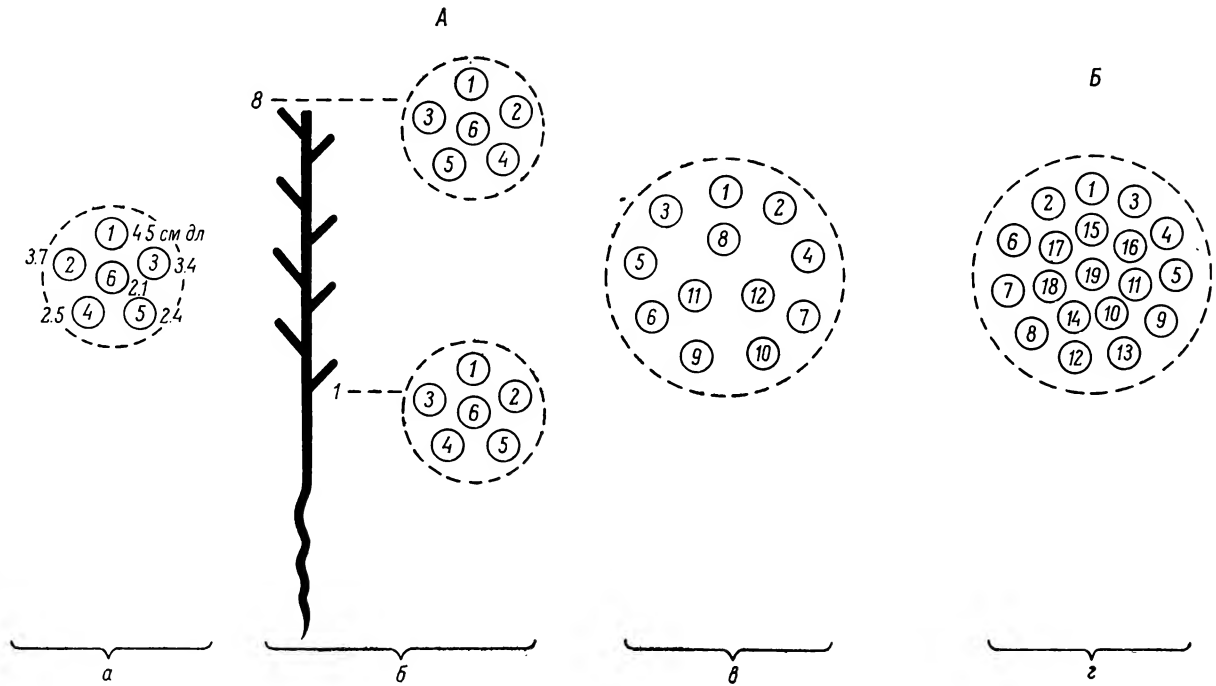


Рис. 3. Последовательность заложения листочков в пучковатосложных листьях *Schefflera fasciculifoliolata* Grushv. et N. Skvorts. (*А*) и *Sch. metcalfiana* Merr. (*Б*).

а — лист растения 1-го года (с указанием длины листочков в см); *б* — 1-й и 8-й листья 4-летнего растения; *в*, *г* — листья взрослых растений.

ношении листьев *Schefflera fasciculifoliolata* (однолетнего, четырехлетнего и взрослого растений) и взрослого растения *Sch. metcalfiana*.

Как видно, первый пучковатосложный лист всхода (рис. 3, *а*) развивается в последовательности, характерной для базипетального заложения, свойственного, насколько нам известно, всем исследованным пальчатосложным листьям. Центральный листочек (*6*), самый мелкий, по-видимому, он должен был и заложиться последним, после заложения всего кольца краевых листочков.

Такая же последовательность проявляется и у 4-летнего растения (гербарный экземпляр возобновления) от его нижнего до верхнего (8-го) листа (рис. 3, *б*).

У взрослого растения в листе из 12 листочков, в том числе трех центральных (рис. 3, *в*), эта последовательность нарушается; терминальный листочек внутреннего круга (*8*), расположенный точно на линии от терминального листочка круга наружного, оказывается более длинным, чем два краевых наружного круга, что заставляет подозревать его более раннее заложение.

Еще более ярко это нарушение последовательности проявляется у 19-листочкового листа взрослого же растения *Schefflera metcalfiana* с 7 листочками второго и одним третьего кругов (рис. 3, *г*), где терминальный листочек второго круга (*15*) закладывается, очевидно, позднее обоих базальных листочков того же круга. Однако сквозь кажущуюся хаотичность здесь просвечивает определенная закономерность, выражающаяся в очаговом заложении листочков: в «очаге активности» здесь закладывается не один, а 2—3 листочка, и эти очаги (*1—2*; *3—4—5*; *6—7—8*; *9—10—11*; *12—13—14*; *15—16—17*; *18—19*) закономерно (как места заложения одиночных листочков в листьях молодых растений) перебрасываются с одной стороны апекса черешка на другую.

Последовательность заложения листочков пучковатосложного листа мы попытались затем установить на сериальных срезах через почку, начиная от конуса нарастания.

Исследованная крупная (4 см дл.) почка от вегетировавшего растения указанного выше неидентифицированного вида *Schefflera* sp. (№ 37) (рис. 4, *а*) заключала в себе 14 макроскопически видимых плотно сложенных зачаточных листьев с сильно развитым влагалищем с прилистниками и очень коротким зачатком остальных элементов листа на верхушке (рис. 4, *б*). Выше, до конуса нарастания, размещалось еще 20 микроскопических зачатков листьев (рис. 4, *в*). Данные морфологического анализа листовых зачатков этой вегетативной почки, приведенные в табл. 2, интересны во многих отношениях. Прежде всего отметим, что общее число зачатков листьев в почке (34) значительно больше обычного числа листьев на побегах, где их не бывает более 20.

Наблюдения в природе, проведенные в отношении *Schefflera fasciculifoliolata*, *Sch. laxiuscula* и *Schefflera* sp. (№ 37), показали однотипную структуру листоносных ответвлений стебля. Все листья на стебле годового прироста (в числе около 20) собраны в его терминальной укороченной части, придавая побегу при очень коротких междоузлиях пальмовидный характер. Напротив, нижняя его часть лишена листьев, и на ней расположены немногочисленные (5—6) расставленные листовые рубцы. Если не считать 1—2 более простых по структуре листьев, непосредственно примыкающих к основанию оси соцветия, там где оно есть, все листья побега являются пучковатосложными и однотипными по числу и расположению листочков.

Сопоставляя это с приведенными в табл. 2 данными, можно предположить, что первые (нижние) 6—7 листовых примордиев выполняют здесь функцию почечных чешуй, рано опадая при развертывании побега; следующие 20—24 примордия с их определившимся уже в почке однотипным строением (в данном случае 11 листочков наружного и 5 внутреннего круга) развиваются в нормально функционирующие листья и, наконец, 6 самых

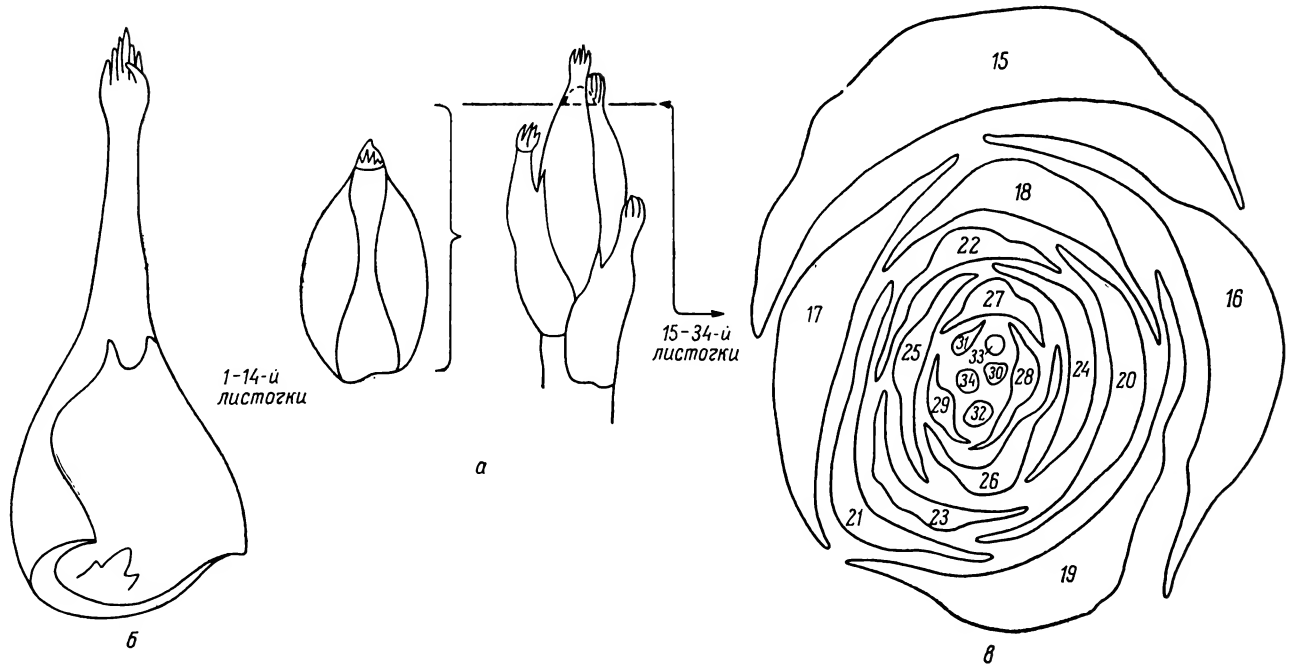


Рис. 4. Строение почки у *Schefflera* sp. (экз. № 37).

а — почка (общий вид); *б* — 1-й—14-й листья почки; *в* — 15—34-й листья на поперечном разрезе через апикальную часть почки.

ТАБЛИЦА 2

Морфологический анализ листовых зачатков в вегетативной почке *Schefflera* sp. (№ 37)

Порядковый номер зачатка листа в почке	Общее число зачатков листочков	«Формула» листа	Порядковый номер зачатка листа в почке	Общее число зачатков листочков	«Формула» листа
1	9?	9?	18	16	11+5
2	9	9	19	16	11+5
3	?	?	20	16	11+5
4	13?	10?+3?	21	16	11+5
5	13	10+3	22	16	11+5
6	14?	10?+4?	23	16	11+5
7	?	?	24	16	11+5
8	16?	11?+5?	25	16	11+5
9	16	11+5	26	16	11+5
10	16	11+5	27	16	11+5
11	15	11+4	28	15?	11?+4
12	15	11+4	29	6	5+1
13	13?	9?+4	30	6	5+1
14	15?	11?+4	31	6	5+1
15	16?	11?+5?	32	6	5+1
16	16	11+5	33	?	?
17	16	11+5	34	?	?

Примечание. Вопросительный знак обозначает отсутствие точного определения по препаратам числа или расположения зачатков листочков.

молодых и малодифференцированных (5 +1) остаются недоразвитыми, прикрывая конус нарастания стебля.

Далее мы надеялись обнаружить незавершенность в заложении бугорков листочков по крайней мере у самых молодых листовых примордиев. Но оказалось, что как у самых нижних, так и у самого верхнего листа уже имеются в почке зачатки всех будущих листочков (рис. 5); и на этом самом раннем уловленном этапе между зачатками листочков отмечены установленные на сериальных срезах различия по высоте, аналогичные различиям между листочками у листа сформированного.

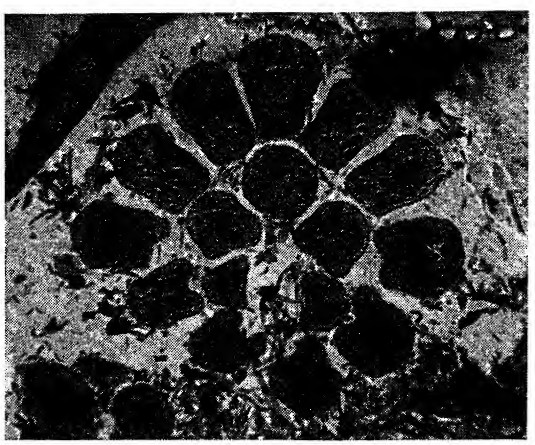


Рис. 5. Поперечный разрез апекса черешка (20-й лист почки) *Schefflera* sp. (№ 37) пучковатосложного листа (МБИ-3; увел. 7×10).

Таким образом, заложение всех зачатков листочков, включая центральные, в указанной выше последовательности осуществляется в онтогенезе очень рано и за очень короткий промежуток времени. Очевидно, что для фиксации более ранних этапов необходим материал (почки), собранный не в декабре (нами собран и зафиксирован в природе 3 XII 1966), а в более ранний осенний период.

Можно предположить, наконец, что в основе образования центральных листочков пучковатосложного листа, как и общего увеличения числа листочков в листе у рассматриваемых видов, лежит одна общая причина — повышение пролиферативной активности на апексе черешка, в какой-то степени сопоставимое с уникальным случаем продолжительного верхушечного роста у перистосложного листа *Guarea rhapalocarpa*. Кардиналь-

ное различие между тем и другим заключается, однако, в том, что активизация апикальных участков у *Guarea rhapalocarpa* разворачивается во времени, а в случае пучковатосложных листьев у видов *Schefflera* — в пространстве.

На основании всего изложенного можно представить себе следующий возможный ход процессов, приведших к возникновению пучковатосложных листьев: 1) увеличение числа листочков у листьев взрослых растений, приводящее к нарушениям базипетального порядка заложения зачатков листочков; 2) образование при этом в отдельных случаях (в порядке тератогенеза) зачатков листочков на апексе черешка; 3) закрепление этой особенности, как свойства вида; 4) постепенное распространение этого свойства листа на более ранние этапы онтогенеза растения, вплоть до однолетних растений с пятерными листьями.

Рассматривая проявление неотении в растительном мире, И. Т. Васильченко (1965) останавливается на аналогичных явлениях, но в отношении не усложнения, а упрощения структуры листьев. Подобные факты, в отличие от «первичной редукции», автор относит к явлениям «метаморфической редукции». «Представим себе случай, — пишет И. Т. Васильченко (1965 : 50), — когда метаморфической редукцией будут охватываться всё более и более ранние фазы, т. е. эта редукция будет «спускаться» все более и более вниз, вплоть до первых листьев». Васильченко подчеркивает при этом, что первичная редукция, первоначально обусловленная изменениями в зародышевом развитии, и метаморфическая редукция, являясь далеко не равноценными и «встречно идущими процессами», в равной мере приводят к «гомобластии», т. е. к нивелировке смены листовых форм в онтогенезе. Как мы видели, тенденцией к гомобластии сопровождается и процесс распространения усложненной формы листа в онтогенезе в направлении его более ранних фаз.

С позиций классификации модусов морфологической эволюции применительно к растительному миру (Тахтаджян, 1965) само появление рассматриваемого здесь эволюционного изменения структуры листа следует отнести к числу терминальных девиаций, а распространение возникшей особенности на более ранние этапы онтогенеза — как частный случай последних, когда «начавшись с последних стадий морфогенеза, девиация может постепенно захватить все более и более ранние стадии развития» (Тахтаджян, 1964 : 13).

Нам представляется, что последнее направление в эволюции структур должно иметь достаточно широкое распространение в растительном мире и заслуживает особого обозначения как десценденция (от лат. descensus — спуск).

Еще раз подчеркнем, что относящиеся к этому понятию примеры приводились в ботанической литературе (Тахтаджян, 1964; Васильченко, 1965), но само понятие не обозначалось как модус эволюции.

Если обратиться к истории вопроса, можно отметить, что близкое к данному понятие уже раскрывалось в начале века А. Вейсманом (Weismann, 1902 г.), придававшим в своей «Descendenztheorie» сдвиганию признаков взрослого организма на всё более ранние стадии онтогенеза значение общего закона. Выступая против абсолютизации этого процесса, А. Н. Северцов (1939 г.) признает, что различные сдвиги во времени появления признаков происходят в онтогенезе довольно часто, но осуществляются не «механически» (как проявление общего закона), а каждый раз под влиянием особых причин. Можно предположить, что сугубо полемический характер изложения данного вопроса у А. Н. Северцова послужил причиной отсутствия в предложенной им системе модусов эволюции такого модуса, как десценденция.

Таким образом, под десценденцией мы понимаем любое эволюционное изменение (морфологическое или анатомическое, в сторону упрощения или усложнения структуры и т. д.), которое, появившись в порядке медиальной или терминальной девиации, затем распространяется на более ранние стадии онтогенеза растения (животного).

Интересную в этом отношении смену листьев мы наблюдали на молодых растениях *Schefflera actinophylla*. В течение 1-го года развития ее сеянца формируются простые цельные листья и лишь в конце вегетационного периода (в других случаях после периода «зимнего» замирания) образуются сложные тройчатые, позднее — пятерные листья с сочленениями черешочков с листочками. Отмечено, что 2—3, иногда больше, предшествовавших простых листа имеют более или менее отчетливое сочленение с черешком. Этот случай можно объяснить первичной редукцией (в смысле И. Т. Васильченко) на небольшом отрезке онтогенеза (бывший тройчатый лист становится однолисточковым вторично простым). Но с такой же степенью вероятности это явление можно объяснить и «спуском» в онтогенезе особенности сочлененности листочка от первых сложных на близлежащие простые листья (бывший простой лист остается простым, приобретая лишь сочлененность). Что имело место в действительности, должно быть выявлено в каждом отдельном случае, в частности на основе сопоставления развития данного вида с развитием у других близких таксонов.

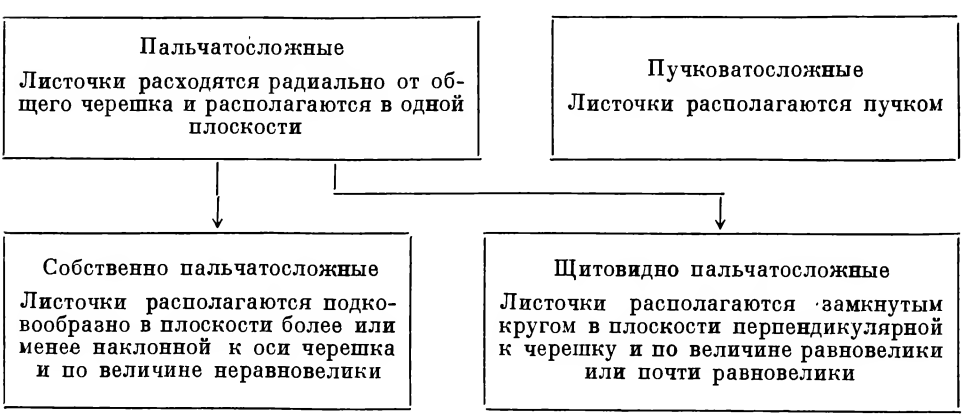
К какому же типу сложных листьев следует отнести рассматриваемый здесь лист с листочками, расположенными пучком?

Классификация сложных, в частности и пальчатосложных листьев, до настоящего времени весьма слабо разработана. При этом в большей или меньшей степени учитывают 3 различных критерия: характер расположения листочков (собственно пальчатосложный и щитовидно-пальчатосложный), степень расчлененности листочков (наряду с пальчатосложным, дважды- и триждыпальчатосложные листья) и количество листочков (двойчатый, тройчатый, четверной, пятерной и т. д.). Указанные элементы классификации мы находим в ряде работ; более подробно они изложены в «Атласе описательной морфологии» (Федоров и др., 1956).

Мы считаем необходимым прежде всего уточнить определения двух первых категорий (табл. 3), поскольку при их выделении учитывают то одни, то другие показатели.

ТАБЛИЦА 3

Расположение листочков некоторых сложных листьев



Из определений двух типов пальчатосложных листьев, приведенных в табл. 3, видно, что рассматриваемые нами пучковатосложные листья принципиально отличаются от них по характеру расположения листочков.

Далее, на примере обширного тропического рода *Schefflera*, в котором представлено все разнообразие названных типов пальчатосложных листьев (рис. 6), мы считаем необходимым по критерию 3-му выделить еще одну категорию — многолисточковые листья при отсутствии у данного вида установившегося числа листочков и при большом их числе.

Как показано на нашей схеме (рис. 6), в качестве дериватов пальчатосложных листьев можно выделить, с одной стороны, однолисточковые вторично простые листья (в роде *Schefflera* — у *Sch. simplicifolia* и ряда

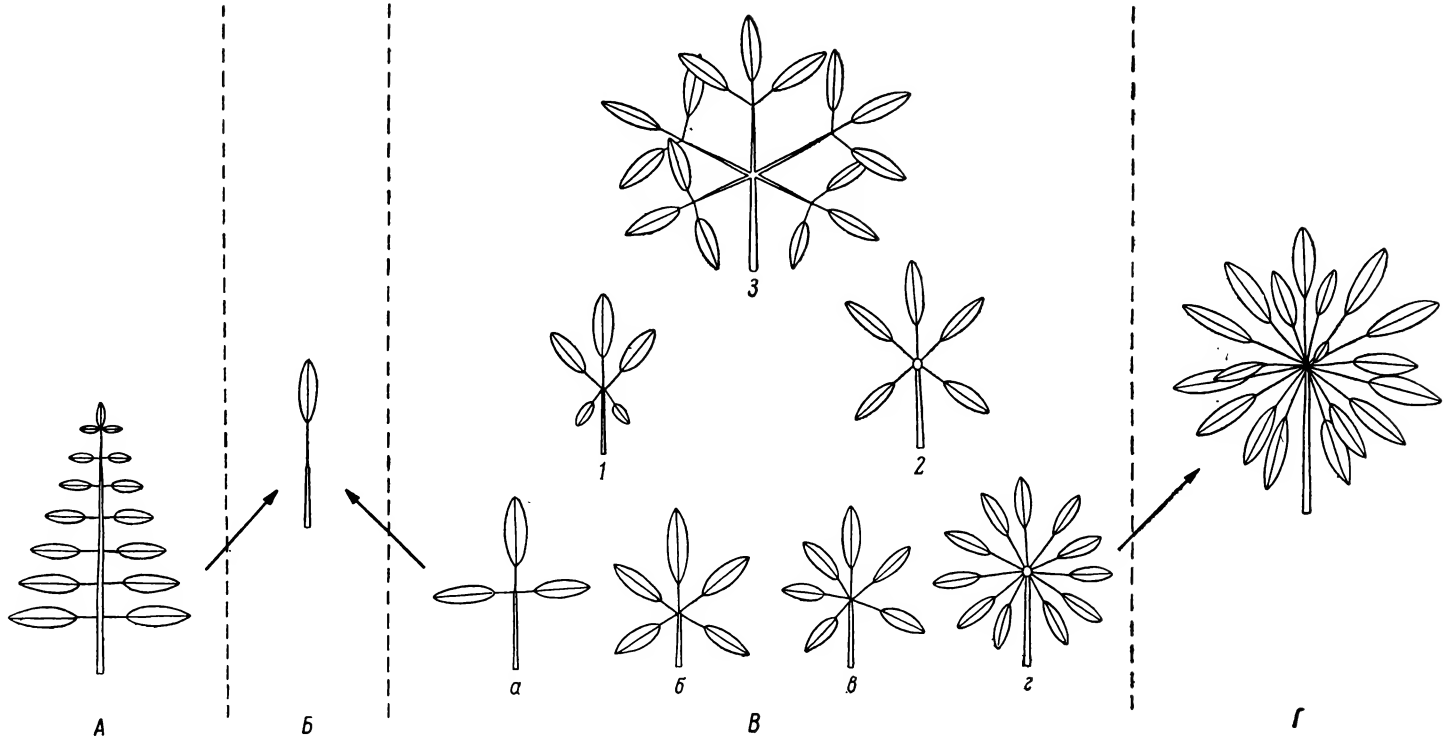


Рис. 6. Типы сложных листьев.

А — перистосложные; *Б* — однолисточковые вторичнопростые; *В* — пальчатосложные: *1* — собственно пальчатосложные, *а* — тройчатые, *б* — пятерные, *в* — шестерные, *г* — многолисточковые; *2* — щитовидно-пальчатосложные; *3* — дважды-трижды пальчатосложные; *Г* — пучковатосложные. *Стрелки* показывают возможные направления эволюции структуры листа.

других), образовавшиеся путем редукции, и, с другой стороны, — пучковатосложные, возникшие в эволюции от многолисточковых пальчатосложных при повышении пролиферативной активности на апексе черешка. По пути усложнения структуры шло образование и дважды- и триждыпальчатосложных листьев (*Sch. heterophylla* Seem. и некоторые другие виды из Юго-Восточной Азии). Однако в этом случае мы имеем, хотя и сильно дифференцированные, но типично пальчатосложные листья.

Так же как однолисточковые вторично простые листья (синтетически включающие в себя дериваты как пальчато-, так и перистосложных листьев) не могут быть строго говоря названы пальчато- и перистосложными, так и характеризуемые здесь листья с листочками, расположенными пучком, следует считать особым типом сложных листьев.

ЛИТЕРАТУРА

Васильченко И. Т. (1965). Неотенические изменения растений. — Грушвицкий И. В. и Н. Т. Скворцова. (1966). Два новых вида *Schefflera* Forst. et Forst. f. из Демократической Республики Вьетнам. Бот. журн., 12 : 1709—1718. — Грушвицкий И. В. и Н. Т. Скворцова. (1968). К вопросу о классификации пальчатосложных листьев в связи с выявлением нового типа листа у видов рода *Schefflera* Forst. et Forst. f. (*Araliaceae*). Реф. докладов Всесоюзн. межвуз. конф. по морфологии раст. : 87—88. — Грушвицкий И. В. и Н. Т. Скворцова. (1969). Новая подсекция *Glummea* Grushv. et N. Skvorts. рода *Schefflera* Forst. et Forst. f. и ее состав. Бот. журн., 1 : 84—97. — Ричардс П. У. (1961). Тропический дождевой лес. — Тахтаджян А. Л. (1964). Основы эволюционной морфологии покрытосеменных. — Федоров Ал. А., М. Э. Кирпичников и З. Т. Артюшенко. (1956). Атлас по описательной морфологии высших растений. Лист. — Щербакова А. А. (1960). История русской ботанической (морфологической) терминологии. Тр. Инст. истории естествозн. и техн. АН СССР, 32. История биолог. наук, 7 : 203—250. — Skutch A. F. (1946). A compound leaf with annual increments of growth. Bull. Torr. Bot. Club, 73, 6 : 542—546.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 12 V 1969).

SUMMARY

In nine Vietnamese and South Chinese species of the genus *Schefflera* Forst. et Forst. f. (*Araliaceae*) a new type of compound leaf — bundle compound leaf (folium fasciculiforme) was distinguished, regarded by the authors as a derivative of the palmately compound leaf characteristic of this genus, but differing from the latter by the arrangement of leaflets on the petiole apex similar to that of flowers in an umbel.

As it has been established by the studies in the ontogenesis, the appearance of bundle compound leaves following the typical palmately compound leaves takes place as early as in the end of the first year of the plant life. Originally they have one «central» leaflet surrounded by five marginal leaflets. In serial sections through the bud fixed in December the primordia of five «central» leaflets were observed in all the future leaves. A suggestion is made that the formation of the «central» leaflets of a bundle compound leaf, as well as the general increase in the number of leaflets in such a leaf are due to a common cause, the increase of the proliferative activity of the petiole apex. It is proposed to supplement the classification of compound leaves, the bundle compound leaves being regarded as a separate type alongside of such types as palmately compound, pinnately compound and unifoliolar, secondarily simple leaves.

УДК 581.84 : 581.45 : 633.854.745

Т. К. Кашина и В. Н. Савин

ДЕЙСТВИЕ ОСТРОГО ГАММА-ОБЛУЧЕНИЯ НА ФОРМИРОВАНИЕ ВНУТРЕННЕЙ СТРУКТУРЫ ЛИСТА *PERILLA OCYMOIDES* L.

С 4 рисунками

T. K. KASHINA AND V. N. SAVIN. THE EFFECT OF ACUTE GAMMA-IRRADIATION ON THE INTERNAL LEAF STRUCTURE IN *PERILLA OCYMOIDES* L.

Облучение растений или их семян часто приводит к изменению размеров, формы, окраски и внутренней структуры листьев (Gunckel, 1957). У большинства исследователей интерес к действию радиации на внутреннее строение листа был вызван стремлением понять причины наблюдаемого иногда после облучения утолщения пластинки листа или мозаичности окраски его. Было установлено, что утолщение пластинки листа после облучения происходит или за счет растяжения клеток (Гудспид, 1929; Biebl, 1956; Власюк, Сильченко, 1964; Сильченко, 1965), или одновременно и главным образом за счет появления дополнительного слоя или слоев палисады (Спэрроу, Ганкель, 1956; Jounis a. Hammouda, 1961; Серебреников, 1962), а мозаичная окраска облученных листьев может быть вызвана дезорганизацией и редукцией палисады (Noguchi, 1935; Степанов, 1937; Singh и др., 1939). Таким образом, действие радиации на анатомическое строение листа проявляется по-разному. По-видимому, оно зависит главным образом от двух условий — степени сформированности структуры листа к моменту облучения и величины дозы облучения.

Известно, что после облучения часто наблюдается восстановление нарушенных процессов, которое может частично или полностью сгладить первоначально возникшие различия. Отсюда исключительно важно изучение динамики формирования структуры листа после облучения, а не только его конечного результата, как это имело место в большинстве перечисленных выше работ.

Задачей данной работы являлось изучение действия острого гамма-облучения на процесс формирования внутренней структуры пластинки и главной жилки листа в зависимости от величины дозы облучения.

Материал и методика

Объектом изучения была *Perilla ocymoides* L. (*Labiatae*), сорт 'Новинка'. Растения периллы выращивались в камерах с лампами ДРЛ на непрерывном освещении. Когда листья 8-го яруса только начали отходить от верхушки побега (а из наших предварительных опытов было установлено, что структура таких листьев еще не сформирована), провели однократное облучение вегетирующих растений Co^{60} в гамма-установке АФИ типа ГУБЭ (с мощностью дозы 360 р/мин.) в дозах 3,6 и 9 кр. На таких величинах доз остановились потому, что в предыдущих работах по облучению вегетирующих растений периллы (Савин, Шутов, 1965; Шутов, 1966) был уже выявлен диапазон доз, вызывающих разную степень угнетения роста у этого растения. Листья 8-го яруса до облучения, через 10 и 30 дней после облучения у опытных растений и в те же сроки у контроля были промерены и зафиксированы по Навашину. По общепринятой методике были приготов-

лены постоянные препараты поперечных срезов листьев и окрашены генциановым фиолетовым по Ньютону. Анатомические рисунки сделаны с помощью рисовального аппарата РА-4.

Экспериментальная часть

Основным внешним проявлением радиационного повреждения листа периллы, бывшего к моменту облучения около 10 мм дл. и 3 мм шир. и уже расчлененного на черешок и пластинку, явилось уменьшение его прироста по сравнению с контролем, что видно из таблицы. Кроме того, после облучения 6 и 9 кр лист стал крапчатым, т. е. на фоне обычной зеленой окраски у него появилось большое количество мелких, равномерно расположенных бесцветных пятнышек.

Относительный прирост площади листа после острого облучения вегетирующих растений периллы (прирост в $см^2$/исходная площадь в $см^2$)

Дозы	За 10 дней			За 30 дней		
	во сколько раз $M \pm m$	оценка достоверности, r	% к контролю	во сколько раз $M \pm m$	оценка достоверности, r	% к контролю
Контроль . . .	97.5±20.25	—	100	839.4±20.18	—	100
3 кр	41.0±7.11	2.64	42	529.0±14.70	12.4	63
6 кр	17.5±2.17	3.98	18	106.5±10.47	32.7	13
9 кр	18.3±4.57	3.86	18	27.8±4.33	39.7	3

Формирование структуры листа в норме

Пластинка исходного листа состояла из верхнего и нижнего эпидермиса еще без устьиц, но уже с множеством простых и железистых волосков и трех слоев меристематических клеток (рис. 1, a_0). Во всех слоях пластинки такого листа происходили антиклинальные деления, приводящие к увеличению площади листа, а в мезофилле, кроме того, и периклинальные деления, ведущие к утолщению пластинки листа на всей ее протяженности, а также к образованию мелких проводящих пучков и дополнительных слоев мезофилла у крупных жилок.

Жилка исходного листа была довольно сильно развита (рис. 2, a_0), что говорит о плевропластном, по классификации Прантля, развитии листа (цит. по Серебрякову, 1952), т. е. о первичности средней жилки и вторичности листовой пластинки. Проводящий пучок главной жилки на этой стадии развития представлен элементами первичной флоэмы, которая занимает абаксиальное положение, и первичной ксилемы, которая занимает адаксиальное положение. Пучок окружен многослойной основной паренхимой, в эпидермисе его много простых и железистых волосков.

За 10 дней лист увеличился примерно в 100 раз, но рост его еще продолжался. Пластинка приобрела явно выраженный дорзивентральный характер (рис. 1, *а*): субэпидермальный слой клеток с адаксиальной стороны листа вытянулся перпендикулярно поверхности листа, образовав единственный слой столбчатой паренхимы, а губчатая паренхима была представлена уже тремя рядами клеток, так как в течение этих 10 дней образовался еще один, четвертый слой мезофилла. В верхнем и нижнем эпидермисе имелись устьица, причем в нижнем их было больше, но они были мельче по размеру и часто выступали над поверхностью пластинки. Митотических делений в пластинке листа наблюдалось мало.

Главная жилка увеличилась в 7—8 раз. В коллатеральном проводящем пучке ее был хорошо выражен камбий, имелось большое количество трахеальных элементов, расположенных в виде лучей, между которыми располагались клетки ксилемной паренхимы; хорошо развитая флоэма

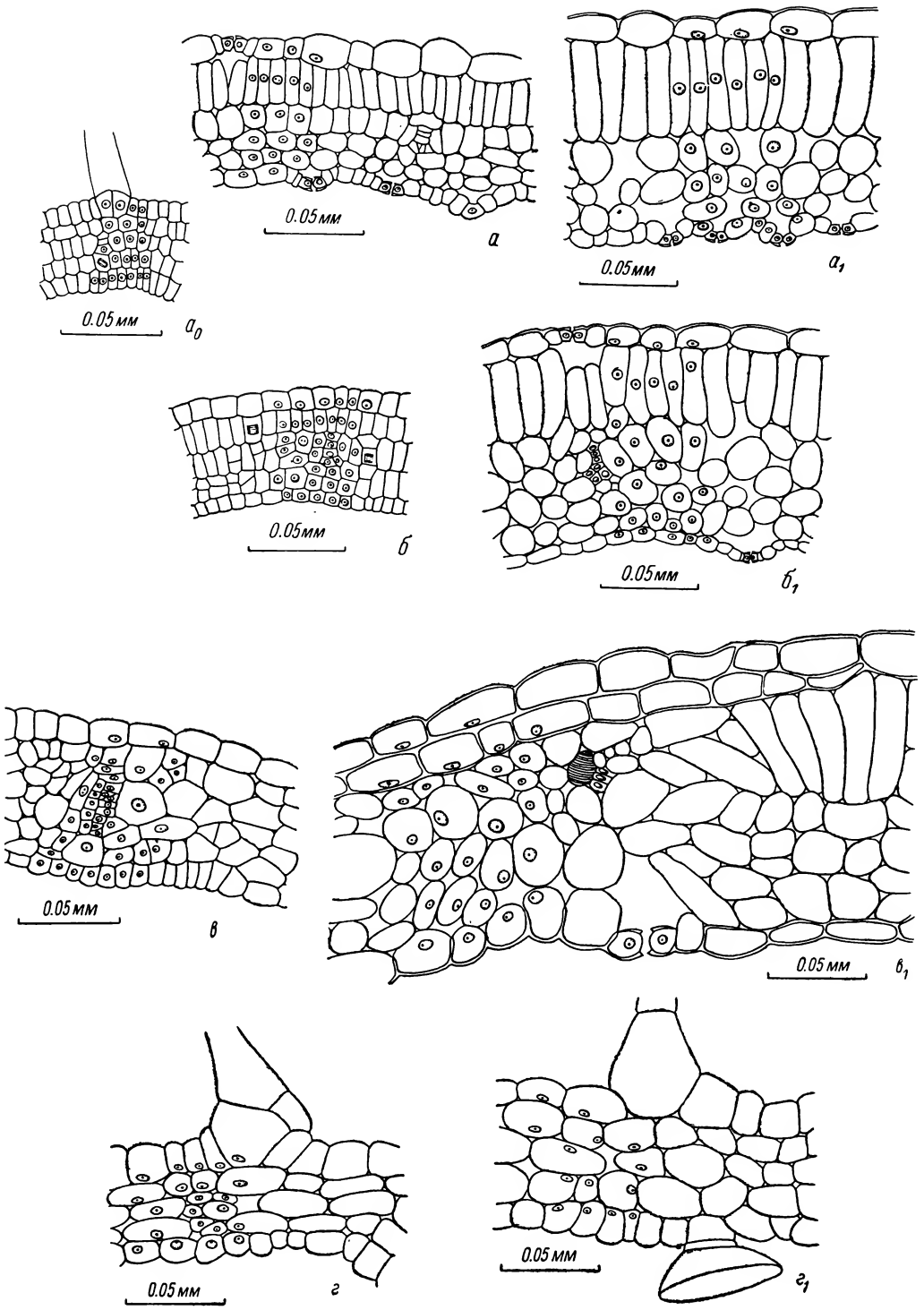


Рис. 1. Действие облучения на формирование пластинки листа периллы масличной.

$а_0$ — лист до облучения; $а$, $а_1$ — контроль через 10 и 30 дней после начала опыта; $б$, $в$, $г$ — через 10 дней после облучения дозами 3, 6 и 9 кр соответственно; $б_1$, $в_1$, $г_1$ — через 30 дней после облучения дозами 3, 6 и 9 кр соответственно.

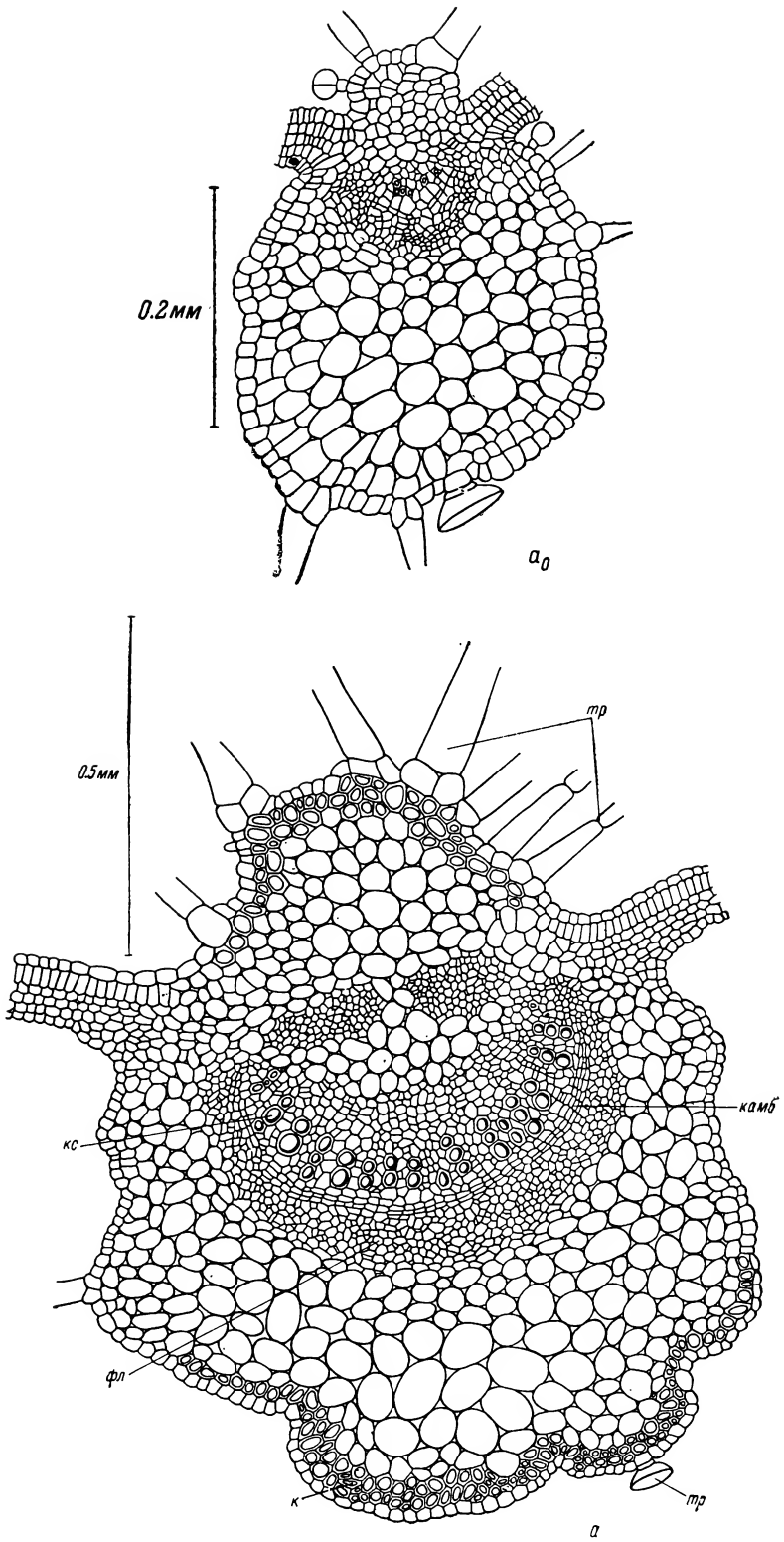


Рис. 2. Формирование главной жилки листа периллы масличной в норме: в начале опыта (a_0) и через 10 дней после начала опыта (a).

фл — флоэма; *кс* — ксилема; *к* — колленхима; *тр* — трихомы; *камб* — камбий.

была представлена ситовидными трубками с клетками-спутниками и флоэмной паренхимой (рис. 2, *а*). Под верхним и нижним эпидермисом располагалось несколько рядов клеток пластинчатой колленхимы, в эпидермисе имелось множество волосков.

За следующие 20 дней лист увеличился еще примерно в 8 раз, причем за неделю до окончания опыта, как показали промеры, он достиг своего конечного размера. Клетки столбчатой паренхимы такого листа еще больше вытянулись и увеличились в объеме, а губчатая ткань стала более рыхлой (рис. 1, $а_1$).

Главная жилка листа увеличилась еще в 3 раза за счет камбиальной деятельности и растяжения клеток основной паренхимы.

Формирование структуры листа у облученных растений

После облучения 3 кр в течение 10 дней лист увеличился в 40 раз и его площадь составила 42% от площади контроля. В пластинке этого листа, так же как и в контроле, появился 4-й слой мезофилла, но клетки столбчатой ткани еще едва отличались по высоте от остальных и устьица в эпидермисе еще не образовались (рис. 1, *б*). Митотические деления в пластинке листа на этой фазе развития наблюдались чаще, чем в контроле.

Главная жилка увеличилась по сравнению с исходной примерно в 4 раза, отставая от контроля (рис. 3, *б*). Проводящий пучок ее имел хорошо выраженный камбий, несколько рядов трахеальных элементов, флоэму, представленную в отличие от контроля лишь небольшим количеством зрелых ситовидных трубок со спутниками и флоэмной паренхимой, имевшей много молодых делящихся клеток. В эпидермисе было много волосков; колленхима выражена так же, как в контроле. И в жилке, и в пластинке листа наблюдались двуядерные клетки.

За следующие 20 дней лист увеличился еще примерно в 12 раз и его площадь составила 63% от площади контроля. Отставание в развитии внутренней структуры пластинки листа в значительной степени сгладилось (рис. 1, $б_1$), благодаря дифференциации мезофилла на столбчатую и губчатую ткани она стала дорзивентральной и почти не отличалась от контроля, только клетки губчатой паренхимы располагались в ней несколько более плотно.

Главная жилка увеличилась еще в 4 раза, но по размерам и развитию проводящей системы она еще отставала от контроля. Кроме того, трахеальные элементы здесь были мельче, чем в контроле.

После облучения 6 кр в течение 10 дней лист увеличился в 18 раз и его площадь составила 18% от площади контроля. Пластинка такого листа (рис. 1, *в*) стала очень неровной по толщине в связи с тем, что в мезофилле наряду с более крупными клетками имелись отдельные очаги мелких, только что разделившихся клеток, расположенных не рядами, а беспорядочно. Дифференциации мезофилла на столбчатую и губчатую ткани еще не произошло и устьиц в эпидермисе мы не обнаружили.

Главная жилка увеличилась по сравнению с исходной примерно в 4 раза, но не достигла размеров главной жилки контроля (рис. 3, *в*). В проводящем пучке деятельность камбия после облучения продолжалась, но рядность камбия и его производных сильно нарушилась. Флоэма, в отличие от контроля, была представлена лишь небольшим количеством зрелых ситовидных трубок со спутниками и флоэмной паренхимой, имеющей много молодых, делящихся клеток. Под верхним и нижним эпидермисом, как и в контроле, образовалось несколько рядов колленхимной ткани, в эпидермисе имелось много простых и железистых волосков. И в жилке, и в пластинке листа наблюдались двуядерные клетки.

За следующие 20 дней лист увеличился еще в 6 раз и его площадь составила 13% от площади контроля. Дифференциация мезофилла на столбчатую и губчатую ткани произошла лишь участками, а в других местах развивалась только губчатая ткань, что и привело к крайней структурной

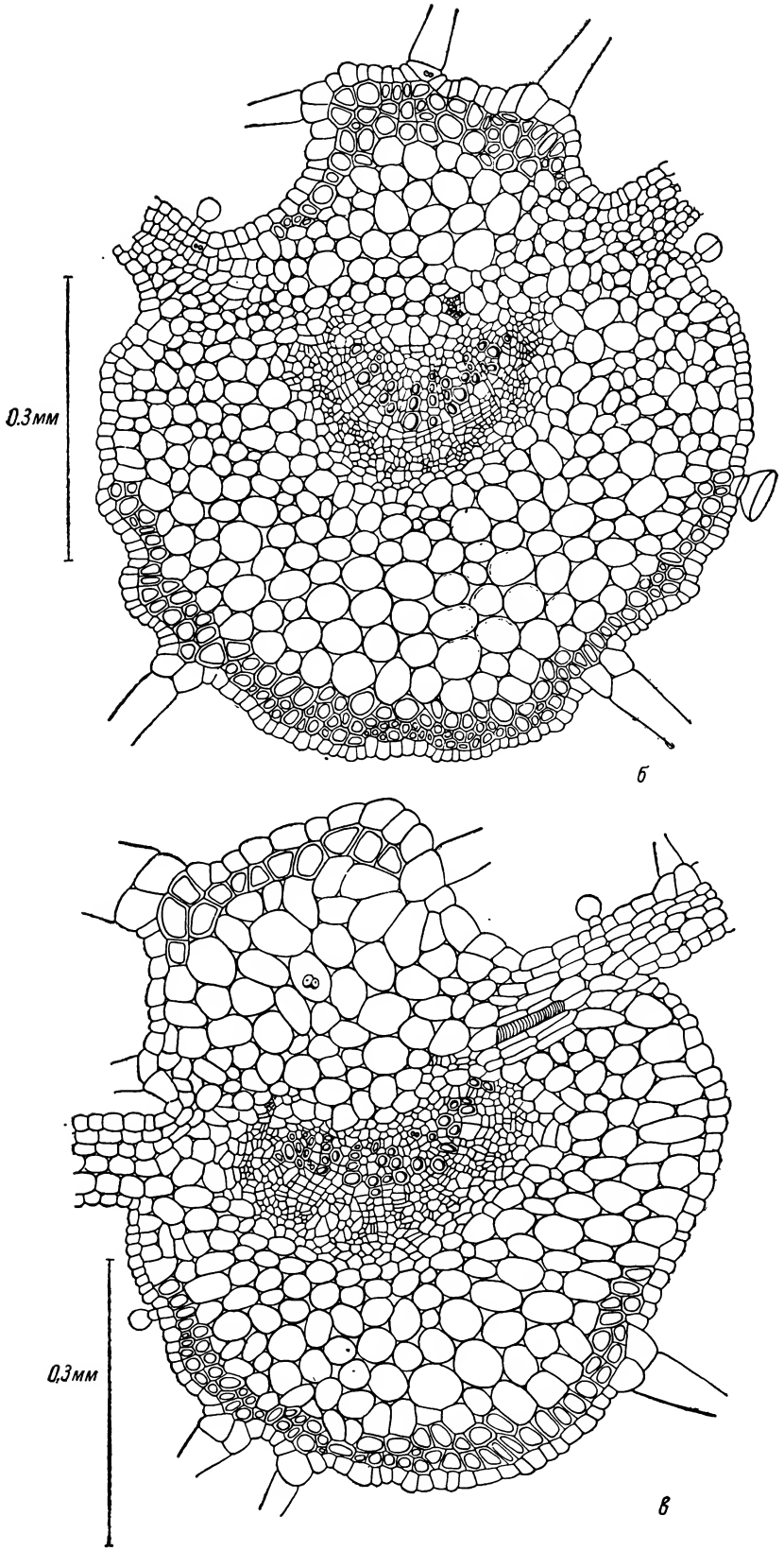


Рис. 3. Главная жилка листа периллы масличной через 10 дней после облучения 3, 6 и 9 кр (*б*, *в*, *г* соответственно).

фл — флоэма; *кс* — ксилема; *к* — колленхима; *тр* — трихомы: *мнк* — многоядерные клетки; *камб* — камбий.

неоднородности и неравномерности толщины пластинки листа (рис. 1, $в_1$). Кроме того, на отдельных участках образовался слой субэпидермальных клеток, вытянутых параллельно поверхности, с утолщенными оболочками. Устьица появились и в верхнем и в нижнем эпидермисе, как и в контроле. Таким образом, нарушения строения пластинки листа, вызванные облучением, не исчезли за эти 20 дней, а, наоборот, стали более четко выраженными.

Главная жилка (рис. 4, $в_1$) за 20 дней увеличилась почти вдвое, но и через месяц после облучения в ней были заметны следы нарушений кле-

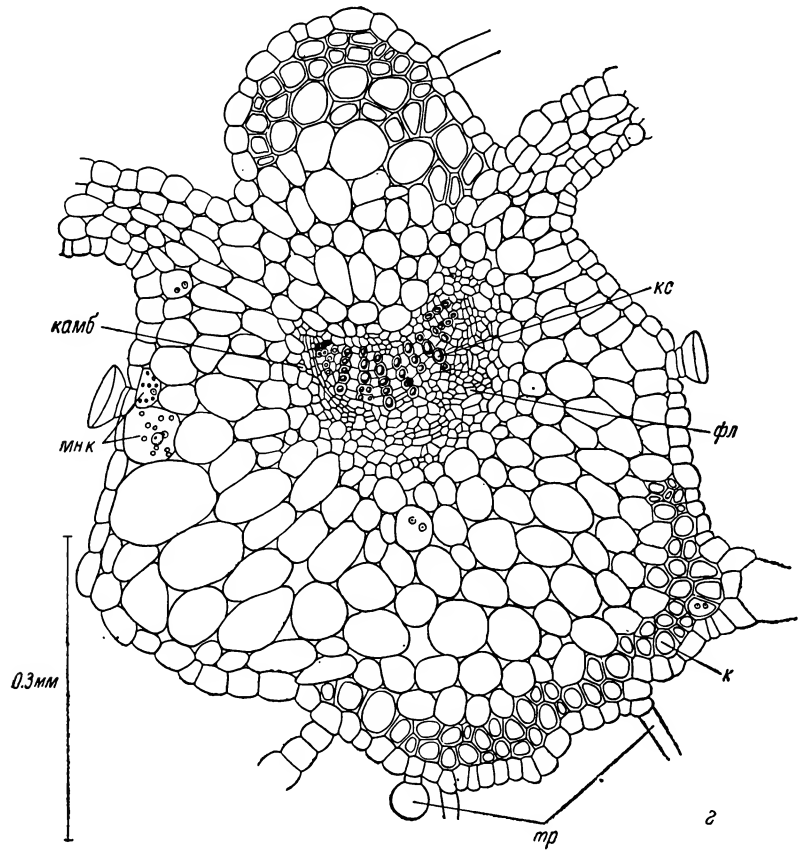


Рис. 3 *(продолжение)*.

точного деления: прорывы камбиального слоя шириной в несколько рядов паренхимных клеток; расположение трахеальных элементов не совсем правильными рядами; наличие отдельных очень крупных, вытянутых клеток среди клеток ксилемной паренхимы. Отчетливо была заметна задержка дифференциации флоэмы: ситовидных трубок и клеток-спутников мало, а в паренхиме образовались очаги клеточных делений.

После облучения 9 кр в течение 10 дней лист увеличился в 18 раз и его площадь составила 18% от площади контроля. Мезофилл пластинки, как и у исходного листа, состоял только из трех слоев клеток, но клетки эти утратили меристематичность, приобрели гидроцитные оболочки, увеличились в размерах и вытянулись параллельно поверхности листа. Устьиц в эпидермисе обнаружить не удалось. Фигур деления в клетках пластинки не наблюдалось (рис. 1, *г*).

Главная жилка выросла по сравнению с исходной примерно в 4 раза, но оставалась меньше жилки контроля (рис. 3, *г*). В проводящем пучке количество элементов ксилемы и флоэмы явно увеличилось, но рядность камбиальной зоны оказалась нарушенной. Во флоэме были участки только что разделившихся клеток. Ситовидных трубок со спутниками мы не обна-

ружили. Под эпидермисом, так же как и в контроле, образовалось несколько рядов пластинчатой колленхимы. В эпидермисе жилки было много простых и железистых волосков. В основной паренхиме, окружающей проводящий пучок, имелись двуядерные и многоядерные клетки.

За следующие 20 дней лист увеличился примерно в 1.5 раза и его площадь составила 3% от площади контроля. Мезофилл листа, так же как и

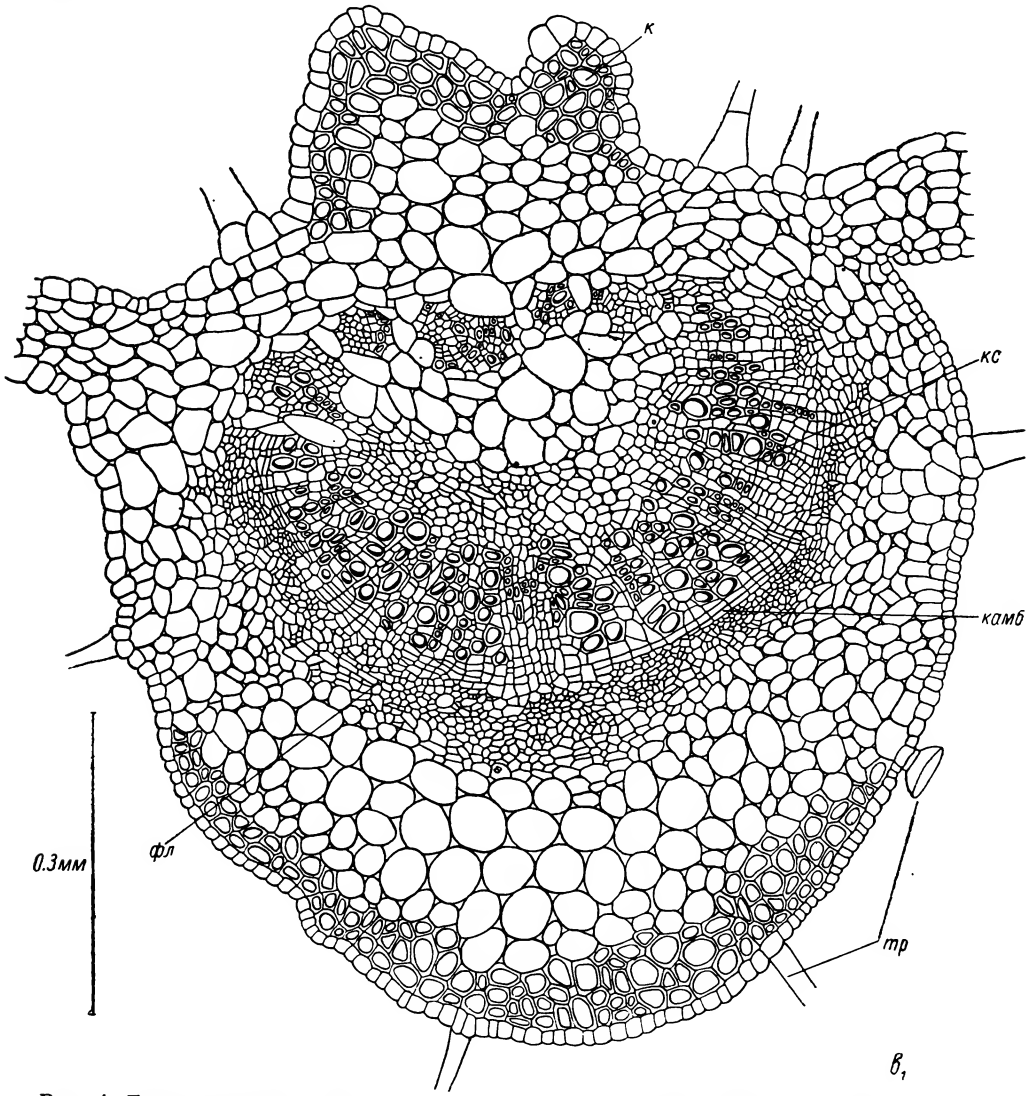


Рис. 4. Главная жилка листа периллы масличной через 30 дней после облучения 6 и 9 кр ($в_1$ и $г_1$ соответственно).

фл — флоэма; *кс* — ксилема; *к* — колленхима; *тр* — трихомы; *камб* — камбий.

через 10 дней после облучения, был представлен всего тремя слоями крупных клеток, не дифференцированных на губчатую и столбчатую ткани (рис. 1, $г_1$). Устьица появились, но их образовалось гораздо меньше, чем в контроле.

Главная жилка почти не увеличилась (рис. 4, $г_1$), в ней вместо сплошного слоя камбия видны лишь отдельные камбиальные клетки, т. е. рядность камбия была совсем не выражена, количество сосудов ксилемы почти не увеличилось. В ксилемной паренхиме имелось много молодых клеток с крупными ядрами, во флоэме — отдельные очаги мелких, недавно разделившихся клеток. Ситовидных трубок и клеток-спутников мы не обнаружили.

Обсуждение

В различных тканях созревающего листа деление и растяжение клеток не равны по интенсивности и продолжительности. Например, клетки палисадной паренхимы продолжают делиться дольше, чем клетки губчатой паренхимы или эпидермиса (Mounts, 1932 г., Avery, 1933 г., Weidt, 1935 г., — цит. по: Foster, 1936), что обусловливает как направление растяжения и форму этих клеток, так и образование межклетников, т. е. по существу обусловливает характер внутренней дифференциации

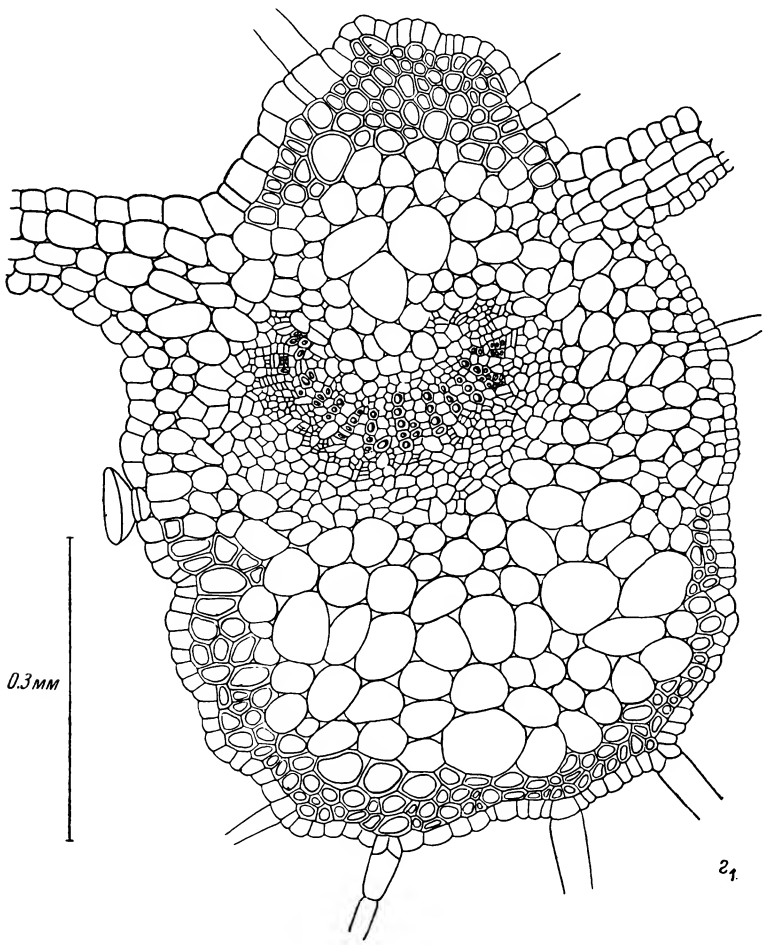


Рис. 4 *(продолжение).*

пластинки листа. Между тем хорошо известно, что деление клеток — процесс исключительно радиочувствительный (Бреславец, 1946; Трудова, Шехтман, 1958; Хвостова, Валева, 1959; Мамедов, 1960; Васильев, 1962, и др.), в то время как растяжение клеток — процесс радиостойкий (Schwarts a. Bay, 1956; Хвостова, Валева, 1959; Васильев, 1962; Иванов, 1967), и только дозы порядка 50 кр и выше могут заметно повлиять на него (Иванов, 1967). Следовательно, при применяемых нами дозах действие радиации на дифференциацию пластинки листа периллы практически должно сводиться к действию ее на деление клеток. Еще с работ Пертеса (Perthes, 1904 г.) и Кернике (Koernicke, 1905 г.) (цит. по Васильеву, 1962) известно, что облучение вызывает задержку в делении клеток. Более того, временное подавление делений — общий эффект облучения, и продолжительность задержки делений зависит от величины дозы облучения (Ли, 1963). Чувствительность клеток к радиации, измеряемая по способности репродуцироваться или по задержкам митотического

цикла, зависит от положения клетки в меристеме, а также от фазы митоза, в которой клетка была в момент облучения (хотя существуют разногласия, какая именно фаза наиболее чувствительна) (Clowes, Hall, 1966).

Обратимся теперь к анализу состояния клеток в пластинке листа контроля и опытных растений через 10 и 30 дней после начала опыта.

В контроле за 10 дней произошло стократное увеличение площади листа, образование четвертого слоя мезофилла и дифференциация мезофилла на столбчатую и губчатую ткани. В мезофилле такого листа еще можно было наблюдать делящиеся клетки. В течение последующих 13 дней лист контроля достиг своего конечного размера.

После облучения 3 кр прирост площади листа уменьшился и за 10 дней составил 42% от прироста контроля, что, вероятно, было обусловлено временным подавлением клеточных делений. На 10-й день после облучения, судя по большему количеству митозов в этом варианте, чем в контроле, уже шло восстановление клеточных делений. Поэтому в пластинке такого листа, так же как и в контроле, образовался четвертый слой мезофилла, но все же наблюдалась задержка дифференциации на столбчатую и губчатую ткани. В течение последующих 20 дней почти полностью сгладились различия во внутреннем строении этого листа и контроля и уменьшилось различие в площади этих листьев.

После облучения 9 кр прирост площади листа уменьшился и за 10 дней составил всего 18% от прироста контроля, причем увеличение площади листа по сравнению с исходной было обусловлено главным образом растяжением клеток, размеры которых, как это видно из рис. 1, *г*, значительно больше, чем в контроле. Пластинка такого листа не только не была дифференцирована на столбчатую и губчатую ткани, но, больше того, в ней произошла «фиксация» исходного количества слоев клеток, что, по-видимому, было вызвано прекращением периклинальных делений в нижнем слое мезофилла. В течение последующих 20 дней состояние пластинки почти не изменилось, так как подавление клеточных делений в мезофилле оказалось необратимым. Различие же в площади этого листа и контроля стало еще большим.

Наиболее интересные результаты в отношении внутренней дифференциации пластинки листа были получены после облучения 6 кр. Прирост площади этого листа за 10 дней составил 18% от прироста контроля, т. е. был таким же, как и в варианте 9 кр, что, вероятно, было обусловлено прекращением делений у подавляющего большинства клеток. Однако отдельные клетки, по-видимому, все же сохранили способность к делению, поскольку на 10-й день после облучения в пластинке такого листа уже наблюдались меристематические очаги. В течение следующих 20 дней именно в этих меристематических очагах произошла дифференциация мезофилла на столбчатую и губчатую ткани, в то время как в местах, где клетки субэпидермального слоя с адаксиальной стороны листа утратили способность к делению, возникла только губчатая ткань, что и привело к мозаичному характеру внутренней структуры пластинки листа и неравномерному ее утолщению. В данном варианте отмечалась наибольшая, по сравнению со всеми остальными, толщина пластинки листа и более крупные размеры составляющих ее клеток.

До сих пор мы касались в основном дифференциации мезофилла. Обычно она коррелирует с развитием устьиц (Василевская, 1954). После облучения корреляция эта сохраняется, т. е. задержка дифференциации мезофилла после облучения любыми дозами сопровождается задержкой развития устьиц. В случае, когда нормальной дифференциации мезофилла на столбчатую и губчатую ткани вообще не происходит (в варианте 9 кр), единичные устьица все же образуются. Это свидетельствует о том, что процесс образования устьиц у периллы относительно мало радиочувствителен. Сходное явление наблюдал Нальборчик (Nalborczyk, 1967), изучая действие гамма-облучения на образование устьиц на семедолях люпина. По его данным, даже после облучения 250 кр деление материнской клетки устьиц время от времени происходит.

Характерной чертой пластинки листа периллы масличной является наличие трихом — простых и железистых волосков, которые закладываются на очень ранних стадиях гистогенеза листа. К моменту облучения пластинка исходного листа с обеих сторон была уже обильно покрыта простыми и железистыми волосками и поэтому облучение не повлияло ни на строение, ни на количество их, хотя расстояние между волосками у опытных и контрольных листьев стало разным из-за разного прироста площади листьев после облучения.

Следовательно, нами выявлена зависимость характера внутренней дифференцировки листа периллы от величины дозы облучения. Наибольшая доза облучения (9 кр) вызывает необратимое подавление митозов и, как следствие этого, полное отсутствие дифференцировки мезофилла на столбчатую и губчатую ткани. Появления же сплошного добавочного слоя или даже слоев палисады, о котором в связи с утолщением пластинки листа сообщают многие авторы (Спэрроу, Ганкель, 1956; Jounis a. Hammouda, 1961; Серебреников, 1962), мы не наблюдали, хотя иногда в варианте 6 кр отдельные палисадные клетки и располагались одна над другой. Картины дезорганизации и редукции палисады (Noguchi, 1935; Степанов, 1937; Singh и др., 1939), выявленные у подсолнечника, сои и хлопчатника в связи с изучением мозаичной окраски листьев этих растений после облучения, довольно близки к картинам той структурной неоднородности, которую мы наблюдали после облучения периллы 6 кр, но все же не были вполне аналогичны им.

Рассмотрим теперь действие радиации на формирование главной жилки листа. Литературные данные по этому вопросу довольно противоречивы. Одни авторы (Brandenburg и др., 1962; Taylor, 1968) сообщают, что облучение приводит к уменьшению количества проводящих элементов в листьях, причем особенно (Taylor, 1968) элементов ряда ксилемы, в то время как флоэма остается неповрежденной. Другие (Singh и др., 1939; Singh a. Mehra, 1940; Schneck, Gunckel, Sparrow, Marquard, 1958, — цит. по: Gunckel, 1965), наоборот, утверждают, что сосудисто-волокнистые пучки в листьях облученных растений развиваются сильнее в основном за счет усиления развития ксилемы, в то время как флоэма повреждена.

В наших опытах установлено, что действие радиации на формирование главной жилки листа периллы зависит от величины дозы облучения и сводится в основном к задержке формирования жилки, в особенности во флоэмной ее части. Возможно, причиной большего повреждения флоэмы, чем ксилемы, в проводящем пучке периллы является то, что во флоэме больше жизнедеятельных клеток и поэтому она более радиочувствительна.

Действие радиации на пластинку и главную жилку одного и того же листа может быть не совсем аналогичным вследствие их неодинаковой радиочувствительности, как это было выявлено на хлопчатнике (Singh и др., 1939).

Наши опыты на перилле показали, что после любой дозы облучения различия между контролем и опытом в жилке меньше, чем в пластинке. Особенно ярко это видно после облучения 9 кр: в то время как из-за необратимого подавления митозов в мезофилле листа произошла «фиксация» исходного количества слоев клеток (рис. 1, $а_0$, *г*) в жилке, судя по явному увеличению трахеальных элементов, камбиальная деятельность еще продолжалась (рис. 2, $а_0$; рис. 3, *г*).

Бóльшая радиочувствительность пластинки листа периллы, чем главной жилки его, с нашей точки зрения, может зависеть от двух причин. Во-первых, клетки камбия более радиоустойчивы, чем меристематические клетки пластинки листа, что было показано Штейном и Спэрроу (Stein a. Sparrow, 1963) при хроническом облучении каланхое. А во-вторых, при плевропластном типе развития листа (какой наблюдается у периллы) к моменту облучения в главной жилке имеется большее число дифференцированных клеток, чем в пластинке. Между тем известно, что чем более

меристематичны и менее дифференцированны клетки к моменту облучения, тем сильнее они повреждаются — правило Бергонье-Трибандо (Bergonie et Tribondeau, 1906).

Выводы

1. Действие облучения на формирование внутренней структуры листа периллы масличной зависит от величины дозы облучения и проявляется в трех формах: а) в задержке дифференциации пластинки и главной жилки листа без существенного нарушения конечного результата ее; б) в задержке дифференциации и впоследствии в структурной неоднородности, «мозаичности» внутреннего строения пластинки листа, а также в задержке и нарушении дифференциации его главной жилки; в) в полном отсутствии дифференциации мезофилла листа на столбчатую и губчатую ткани и в сильном отставании дифференциации главной жилки, в особенности во флоэмной ее части.

2. Радиочувствительность пластинки листа периллы выше, чем радиочувствительность главной жилки этого же листа.

Авторы искренне благодарят М. Ф. Данилову за ценные консультации и постоянное внимание к работе, а также Г. А. Комар за помощь и советы при выполнении этой работы.

ЛИТЕРАТУРА

Бреславец Л. П. (1946). Растение и лучи рентгена. — Васильев И. М. (1962). Действие ионизирующих излучений на растения. — Василевская В. К. (1954). Формирование листа засухоустойчивых растений. — Власюк П. А., В. В. Сильченко. (1964). Влияние предпосевного гамма-облучения на анатомическое строение растений. Радиобиология, IV, 4. — Гудспид Т. Г. (1929). Влияние х-лучей и радия на виды рода *Nicotiana*. Успехи эксперим. биолог., 4. — Иванов В. Б. (1967). Рост клеток корней проростков кукурузы после облучения высокими дозами рентгеновских лучей. I. Подавление деления клеток, продолжительность и скорость роста корней после облучения. Цитология, IX, 8. — Ли Д. Е. (1963). Действие радиации на живые клетки. — Мамедов Т. Г. (1960). Влияние состояния клеток растений на их радиочувствительность при гамма-облучении. Цитология, 2, 2. — Савин В. Н., А. А. Шутов. (1965). Влияние гамма-лучей на рост и накопление сухого вещества растений периллы. Докл. ВАСХНИЛ, 5. — Себто А. Г. (1963). Перилла. Тр. по прикл. бот., генет. и селекц. XXXV, 3. — Серебреников В. С. (1962). Влияние различных доз гамма-лучей на рост, анатомо-морфологическое строение растений, урожай и качество картофеля. Автореферат канд. диссерт. — Серебряков И. Г. (1952). Морфология вегетативных органов высших растений. — Сильченко В. В. (1965). Влияние гамма-лучей Co^{60} на рост и анатомо-физиологические свойства растений. Автореферат канд. диссерт. — Спэрроу А. Г., Дж. Э. Ганкель. (1956). Влияние длительного облучения гамма-лучами Co^{60} на развитие растений. Доклады иностранных ученых на Международной конференции по мирному использованию атомной энергии. В сб.: Применение радиоактивных изотопов в промышленности, медицине и сельском хозяйстве. — Степанов П. И. (1937). Действие рентгеновских лучей на семена сои. Тр. Бот. сада МГУ, 1. — Трудова Р. Г., Я. Л. Шехтман. (1958). Изменение митотической активности в меристеме корней проростков пшеницы после облучения рентгеновскими лучами. Биофизика, III, 4. — Хвостова В. В., С. А. Валева. (1959). Радиочувствительность растений и ее причины. В кн.: Рост растений (Материалы совещания). Львов. — Шутов А. А. (1966). Изучение влияния гамма-лучей Co^{60} на рост и изменение ростовых взаимосвязей у некоторых сельскохозяйственных растений. Канд. диссерт., Л. — Bergonie et Tribondeau. (1906). Interpretation de quelques resultats de la radiotherapie et essais de la fixation d'une technique rationelle. C. r. Acad. Sci., 143. — Biebl R. (1956). Morphologische, anatomische und zellphysiologische Untersuchungen an Pflanzen vom Gamma-Feld des Brookhaven National Laboratory (USA). Österr. Bot. Z., 103, 4. — Brandenburg M.-K., H. L. Mills, W. H. Rickard, L. M. Shields. (1962). Effects of acute gamma-radiation on growth and morphology in *Pinus monophylla* Torr. aen Frem. Radiation Botany, 2, 3/4. — Clowes F. A. L., E. I. Hall. (1966). Meristems under continuous irradiation. Ann. Bot., 30, 118. — Evans H. I. (1965). Effects of radiation on meristematic cells. Radiation Botany, 5, 2. — Foster A. S. (1936). Leaf differentiation in Angiosperms. Bot. Rev., 2, 7. — Gunckel J. E. (1957). The effects of ionizing radiation on plants: morphological effects. Quart. Rev. Biol., 32, 1. — Gunckel J. E. (1965). Modifications of plant growth and development induced by ionizing radiations. Encycl. plant physiol., XV, 2. — Jounis A. E. a. M. A. Hammouda. (1961). Pre-sowing gamma-irradiation of cotton seeds from a point source of Cs^{137} and its effect on emergence, growth and yield. Plant a. Soil, XIII,

á. — N a l b o r c z y k E. (1967). Effect of gamma-irradiation on the formation of stomata in *Lupinus albus* cotyledons. Bull. Acad. Polon. Sci., XV, 6. — N o g u c h i J. (1935). Modifications of leaf structure by x-rays. Plant Physiol., 10. — S c h w a r t s D. a. C. E. B a y. (1956). Further studies on the reversal in the seedling height dose curve at very high levels of ionizing radiations. Amer. Naturalist, XC, 854. — S i n g h B. N., R. S. C h o u d h r i a. S. L. K a p o o r. (1939). Structural abnormalities in cotton leaves following exposure of the seed to x-radiation. Ann. Bot., N. S., 3, 10. — S i n g h B. N. a. S. N. M e h r a. (1940). The significance of anatomical changes accompanying regeneration of x-rayed *Bryophyllum* leaves. Journ. Indian Bot. Soc., XIX, 5—6. — S t e i n O. L. a. A. H. S p a r r o w. (1963). The effect of chronic irradiation on the growth of *Kalanchoe* cv. «Brilliant star». Radiation Botany, 3. — T a y l o r Ir. F. G. (1968). Some effect of acute gamma-radiation in giant *Sequoia* seedlings. Radiation Botany, 8, 1.

Агрофизический
научно-исследовательский институт,
Ленинград.

(Получено 26 VI 1969).

SUMMARY

Perilla ocymoides L. plants were irradiated with Co^{60} gamma-rays at 3,6 and 9 kr doses. The object of these studies was the effect of gamma-irradiation on a leaf that at the time of irradiation was 10 mm long and 3 mm wide, with a distinct petiole and a distinct leaf blade, but with the mesophyll as yet non-differentitated. The character of the internal differentiation of the leaf depends on the irradiation dose, three degrees of its abnormality being observed: (1) a temporary delay of differentiation (after a 3 kr dose); (2) a structural heterogeneity, «a specific pattern» of the internal leaf structure (after 6 kr); (3) a complete failure of differentiation of the mesophyll into the lacunose and the palisade tissues (after 9 kr).

The midrib of a *Perilla* leaf is more radioresistant than its blade.

СООБЩЕНИЯ

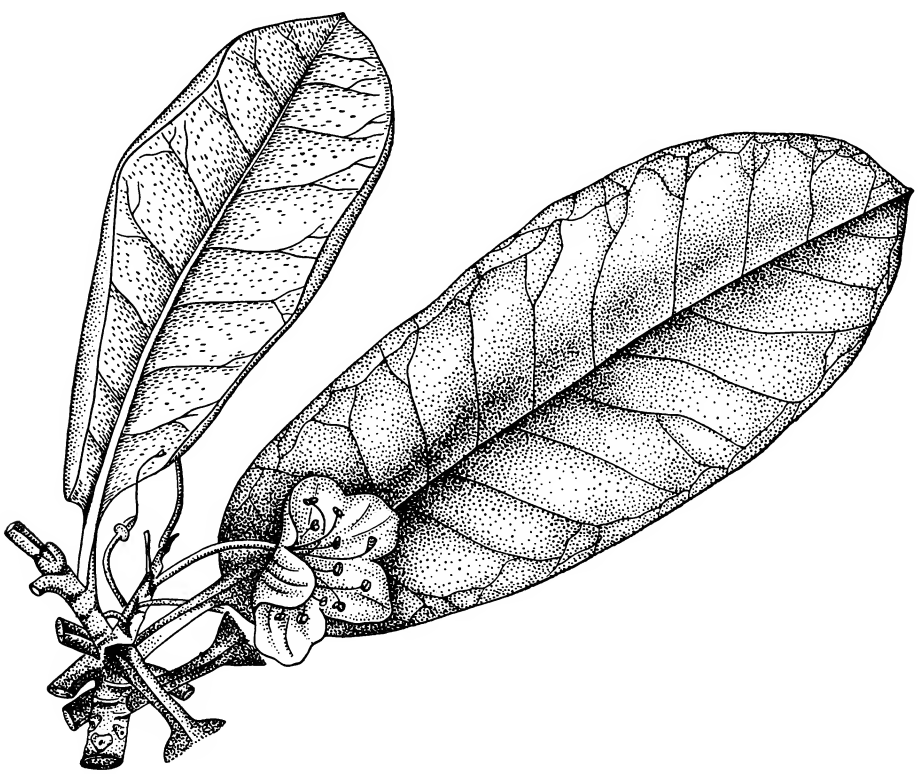
УДК 582.912.4 (571.6)

Н. С. Шеметова

RHODODENDRON FAURIEI FRANCH. — НОВЫЙ ВИД ДЛЯ ФЛОРЫ МАТЕРИКОВОЙ ЧАСТИ ДАЛЬНЕГО ВОСТОКА

N. S. SHEMETOVA. *RHODODENDRON FAURIEI* FRANCH., A SPECIES NEW FOR THE FLORA OF THE CONTINENTAL PART OF THE FAR EAST

Во время полевых исследований в 1968 г. в Тернейском районе Приморского края нами был найден на восточных склонах среднего Сихотэ-Алиня *Rhododendron fauriei* Franch. с белыми цветками — новый для



Рододендрон Фори *Rhododendron fauriei* Franch.

материковой части Дальнего Востока вид. До сих пор на территории советского Дальнего Востока для южных Курильских островов (Кунашир и Итуруп) отмечался Д. П. Воробьевым (1960, 1968) и В. Н. Ворошиловым (1966) *Rhododendron fauriei* Franch var. *roseum* с розовыми цвет-

ками. Собирал его на этих островах также Н. А. Попов (1961 г., Гербарий Биолого-почвенного института ДВФ СО АН СССР). Ближайшее место произрастания *Rh. fauriei* — Северная Корея (Nakai, 1952). Там, по любезному сообщению Д. П. Воробьева, этот кустарник растет на высоте 800 м над ур. м. в сообществе с *Acer pseudosieboldianum* (Pax) Kom., *A. komarovii* Pojark., *Quercus mongolica* Fisch., *Q. crispula* Blume, *Betula ermanii* auct., non Cham., *Abies nephrolepis* Maxim., *Tilia amurensis* Rupr., *Pinus koraiensis* Sieb. et Zucc., *Magnolia obovata* Thunb., *Thalictrum coreanum* Leveille, *Forsythia ovata* Nakai. Местонахождение *Rh. fauriei* в таежной зоне на значительном расстоянии от его основного ареала — реликтовое, оно подтверждает, что в прошлые геологические эпохи климатические условия здесь были более мягкими и благоприятными для южных растений. Интересно отметить, что обычно многие вечнозеленые растения, приспосабливаясь к ухудшению условий (похолоданию), становятся низкорослыми, чего нельзя сказать о нашем рододендроне. Последний в условиях среднего Сихотэ-Алиня по высоте и общему состоянию не уступает таковому, произрастающему на п-ове Корея. Максимальная высота его экземпляров достигает 5 м, средняя — 2.5—3 м. Диаметр стволиков самых крупных экземпляров достигает 6 см.

Найденные на Сихотэ-Алине несколько десятков кустов *Rh. fauriei* произрастают на высоте 800—850 м над ур. м., на крутом (35—40°) склоне юго-восточной экспозиции под пологом пихтово-елового насаждения. Древесный ярус последнего имеет следующий состав по подъярусам:

$$\frac{\text{5 Ель аянская 2 Пихта белокорая 2 Береза желтая 1 Кедр корейский}}{\text{5 Пихта белокорая 3 Клен желтый 1 Ель аянская 1 Кедр корейский}},$$

средняя высота $\frac{25—23}{17—10}$ м; средний диаметр $\frac{30—32}{8—16}$ см; сомкнутость крон $\frac{0.6}{0.3}$. Подрост хвойных — кедра, ели и пихты — хороший, здоровый, причем пихта образует густые куртины.

Подлесок составляет рододендрон Фори. Состояние растений хорошее, отпад незначительный (нам удалось обнаружить только один сухой куст, высотой около 5 м). Крупные, до 20 см в длину, темно-зеленые, кожистые, блестящие листья сосредоточены на концах ветвей. Цветет он обильно в июле, но плодов образуется мало.

Травостой в насаждении слагают виды, обычные для дальневосточных темнохвойных лесов, преобладают *Dryopteris amurensis* H. Christ., *Chamaepericlimenum canadense* (L.) Graebn., *Linnaea borealis* L., *Oxalis acetosella* L., реже встречаются *Clintonia udensis* Trautv. et Mey., *Cacalia auriculata* DC., *Polypodium virginianum* L., *Majanthemum bifolium* (L.) Schmidt, *Lycopodium clavatum* L. Общее проективное покрытие 60—70%. Прикорневые части стволов кустарников одеты небольшими пятнами зеленых мхов. Таким образом, состав насаждения на Сихотэ-Алине, в котором произрастает *Rh. fauriei*, значительно отличается от такового в пределах его основного ареала.

ЛИТЕРАТУРА

Воробьев Д. П. (1960). Новые данные о флоре Курильских островов — Кунашир и Итуруп. — Воробьев Д. П. (1968). Дикорастущие деревья и кустарники Дальнего Востока. — Ворошилов В. Н. (1966). Флора советского Дальнего Востока (конспект с таблицами для определения видов). — Nakai. (1952). A Synoptical Sketch of Korean Flora, or the Vascular Plants indigenous to Korea, arranged in a New Natural Order. Bulletin of the National Science Museum, № 31.

Биолого-почвенный институт
Дальневосточного филиала
Сибирского отделения
Академии наук СССР,
Владивосток.

УДК 581.524.44 : 582.491 (477.84)

Г. С. Куковица и Ю. Р. Шеляг-Сосонко

РЕЛИКТОВЫЕ ГРУППИРОВКИ ИЗ *EPHEDRA DISTACHYA* L. И *AMYGDALUS NANA* L. В ЗАПАДНОЙ ПОДОЛИИ

С 1 рисунком

G. S. KUKOVITZA AND U. R. SHELIAG-SOSONKO.

RELICT AGGREGATIONS OF *EPHEDRA DISTACHYA* L. AND *AMYGDALUS NANA* L. IN WESTERN PODOLIA (THE UKRAINE, TO THE WEST OF THE DNIESTER)

В двух километрах на восток от с. Добровляны (Тернопольская область, Залещицкий район), в верхней части южного склона к р. Днестру крутизной 50—60°, на осыпях из глинистых сланцев сохранились группировки с преобладанием *Ephedra distachya* и *Amygdalus nana*. Занимают они узкую полосу шириною 20—30 м и длиной около 300 м. В 30-х годах нашего столетия эти заросли занимали площадь в несколько гектаров. К сожалению, в настоящее время сохранилась только указанная полоса, остальная часть зарослей этих видов полностью уничтожена, на их месте находится карьер. В СССР указанное нами островное местонахождение *Ephedra distachya* и *Amygdalus nana* является самым северо-западным; ссылки на него имеются в работах польских ботаников (Gajewski, 1931; Szafer, 1935 г.). На соседней территории Польской Народной Республики эти виды уже не встречаются (Szafer и др., 1953).

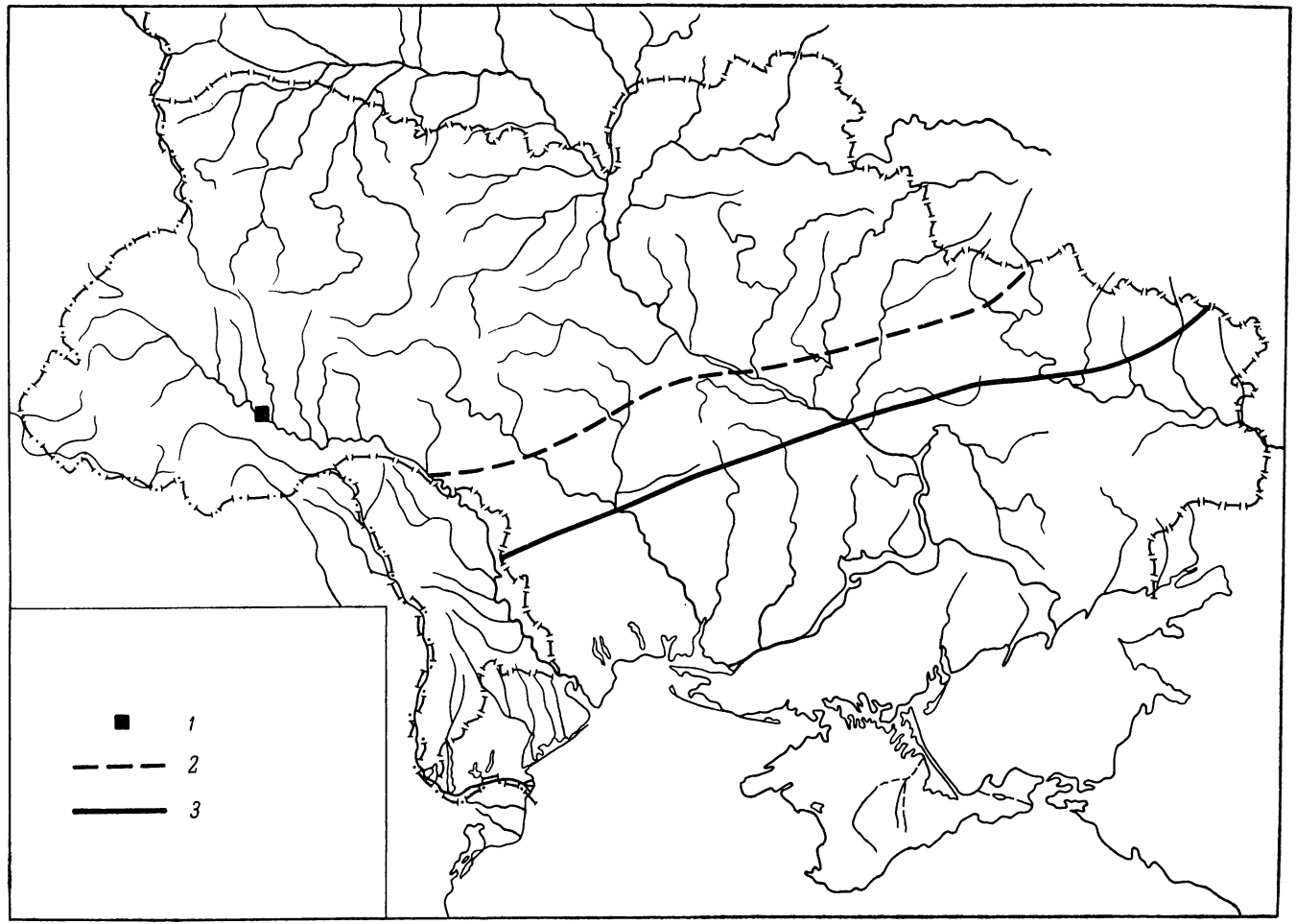
Геоботанической характеристики и описания современного состояния указанных зарослей в ботанической литературе нет совершенно. Нами они были исследованы в 1967—1968 гг.

Ephedra distachya L. Хвойник двухколосковый распространен в Средиземноморье, на юге европейской части СССР, на Кавказе, в Средней Азии, в Западной и Восточной Сибири (Соколов, Связева, 1965) в условиях континентального и резко континентального климата степной и пустынной зон. Ассоциации, которые он образует, изучены недостаточно (Быков, 1960). На Правобережной Украине сплошная граница распространения хвойника двухколоскового проходит в степной зоне по линии: Котовск—Первомайск—Александрия (см. рисунок). В изучавшемся нами местонахождении эфедра не плодоносит, образует группировку Ephedra distachya+Stipa capillata.

Группировка Ephedra distachya + Stipa capillata занимает участки со слоем мелкозема до 5 см. Общее проективное покрытие травяно-кустарничкового яруса равно 45—50%, образуют его *Ephedra distachya* (20%) высотой 20—30 см, *Stipa capillata* (15%) высотой 75 см, *Andropogon ischaemum* (5%). Единично встречаются *Melica transsilvanica*, *Amygdalus nana*, *Euphorbia cyparissias*, *Stachys recta*, *Thymus amictus*, *Kochia prostrata*, *Teucrium chamaedrys*, *Eryngium campestre*, *Campanula sibirica*, *Sempervivum ruthenicum*, *Allium montanum*, *A. sphaerocephalum*, *Jurinea arachnoidea*, *Artemisia pontica* и др.

Amygdalus nana L. Миндаль низкий распространен в южной части Средней и Восточной Европы, на Балканах, на Кавказе, в Западной Сибири и Средней Азии (Соколов, Связева, 1965), в условиях континентального климата степной и полупустынной зон. На Правобережной Украине сплошная граница его распространения проходит в лесостепной зоне по линии Ямполь—Умань—Смела (см. рисунок). На склонах Днестра *Amygdalus nana* образует группировки Amygdalus nana + Ephedra distachya, Amygdalus nana + Poa versicolor, Amygdalus nana + Rosa spinosissima и Amyglalus nana. Расположены они преимущественно чуть ниже зарослей хвойника двухколоскового на глинистых сланцах со слоем мелкозема до 5 см или совсем без него.

Группировка Amygdalus nana + Ephedra distachya. Проективное покрытие кустарничково-травяного яруса равно 60—65%. Образуют



Схематическая карта островного местонахождения зарослей *Ephedra distachya* L. и *Amygdalus nana* L. на Подолии.

1 — островное местонахождение *Ephedra distachya* L. и *Amygdalus nana* L.; *2* — граница сплошного распространения *Amygdalus nana* L. на Украине; *3* — граница сплошного распространения *Ephedra distachya* L. на Украине.

его *Amygdalus nana* (40%) высотой 40—50 см, *Ephedra distachya* (10%), *Euphorbia cyparissias* (5%), *Poa versicolor* (1%), *Teucrium chamaedrys* (1%). Единично встречаются *Ajuga pseudochia*, *Verbascum lychnitis*, *Melica transsilvanica*, *Allium montanum*, *A. podolicum*, *Koeleria gracilis*, *Carex michelii*, *Dianthus andrzejowskianus*, *Potentilla arenaria*, *Teucrium chamaedrys* и др.

Группировка Amygdalus nana + Poa versicolor. Проективное покрытие травяно-кустарничкового яруса 35—45%. Образуют его *Amygdalus nana* (20%), *Poa versicolor* (10%) высотой 45 см, *Stipa capillata* (5%), *Teucrium chamaedrys* (1%). Единично встречаются *Elytrigia intermedia*, *Ephedra distachya*, *Stachys recta*, *Euphorbia cyparissias*, *Medicago falcata*, *Andropogon ischaemum*, *Verbascum lychnitis*, *Isatis tinctoria*, *Allium waldsteinii*, *Linum flavum*, *Hypericum elegans*, *Clematis recta*, *Oxytropis pilosa*, *Salvia nutans*, *Astragalus onobrichis*, *Koeleria gracilis*, *Otites pseudootites*, *Veronica incana* и др.

Группировка Amygdalus nana + Rosa spinosissima. Проективное покрытие кустарничкового яруса 45—55%. Образуют его *Amygdalus nana* (25—30%), *Rosa spinosissima* (20—30%) высотой 75 см. В травостое единично встречаются *Stachys recta*, *Andropogon ischaemum*, *Euphorbia cyparissias*, *Elytrigia intermedia*, *Stipa capillata*, *Carex humilis*, *Inula germanica*, *Echium rubrum*, *Thymus podolicus*, *Inula ensifolia*, *Adonis vernalis*.

Группировка Amyglalus nana представляет собой одноярусные заросли высотой 40—50 см с господством только миндаля, с проективным покрытием 45—50%. Единично в них встречаются *Ephedra distachya*, *Poa versicolor*, *Melica transsilvanica*, *Centaurea orientalis*, *Leopoldia tenuiflora*, *Trinia multicaulis*, *Campanula cervaria*, *Salvia verticillata*, *Dictamnus albus*, *Cytisus ruthenicus* и др.

Наряду с этими группировками на этих же склонах произрастают группировки, образованные эндемичным днестровским видом *Poa versicolor* Bess. Общее проективное покрытие травостоя их равно 50—75%. Кроме доминанты (35—40%) высотой 40—50 см, его образуют *Elytrigia intermedia* (1—20%), *Teucrium chamaedrys* (1—10%), *Stipa capillata* (1%). Единично встречаются *Melica transsilvanica*, *Stachis recta*, *Hypericum perforatum*, *Asperula rumelica*, *Seseli annuum*, *Campanula cervaria*, *Veronica austriaca*, *Lathyrus pannonicus*, *Inula salicina*, *Carlina longifolia*, *Carex montana*, *C. michelii* и др.

Произрастание этих древнесредиземноморских видов, распространенных в СССР на территории с континентальным и резко континентальным климатом степной и полупустынной зон, на днестровских склонах почти у границы лесной зоны объясняется, на наш взгляд, особенностями микроклимата этих склонов. Проведенные нами 23 VIII 1967 измерения температуры дали следующие результаты (см. таблицу).

Дневной ход температуры в местообитании с группировкой Amygdalus nana в зависимости от высоты (или глубины) от поверхности почвы (в °С)

Место измерения	Склон 50°			Подножье склона		
	время измерения					
	9 час.	15 час.	17 час.	9 час.	15 час.	17 час.
1 м над поверхностью почвы	18	27	23	16.5	25	21.5
5 см над поверхностью почвы	19	33	26	16	27.5	23
На поверхности почвы . .	26	52	44	19	33	26
На глубине 5 см	28	38	34	24	31	28

Температура воздуха на плакоре в тени в полдень была равна 24°. Проведенные измерения солнечной инсоляции показали, что за 10 часов солнечной радиации 1 см² поверхности почвы получил на ровной вершине 467 кал., а на склоне крутизной 60° южной экспозиции (заросли

миндаля) — 558 кал., т. е. каждый квадратный сантиметр склона с описанными группировками получил за день тепла на 91 кал. больше, чем ровная поверхность.

Кроме температурного фактора, большое значение имеют и условия увлажнения, которые в местах произрастания рассмотренных группировок значительно хуже, чем на равнине. Обрывистые склоны и отсутствие сформированного почвенного покрова не способствуют задержанию осадков.

В отношении возраста степной растительности Подолии взгляды разных авторов расходятся. И. К. Пачоский (1910), Козловская (Kozlowska, 1931), Кочвара (Koczwara, 1931), Гаевский (Gajewski, 1932), Шафер (Szafer, 1935 г.), М. Г. Попов (1949), Е. М. Лавренко (1951), М. В. Клоков (1963), Д. И. Сакало (1963, 1966), Б. В. Заверуха (1964, 1965) допускают возможность существования в составе степной флоры Подолии флористического ядра третичного возраста. Ю. Д. Клеопов (1930, 1941) и Гаевский (Gajewski, 1934, 1937), а еще раньше Д. И. Литвинов (1891) считают, что основное флористическое ядро ее составляют реликты гляциального возраста, большинство из которых Клеопов (1930) относит к максимальному днепровскому оледенению. Е. М. Лавренко (1951) полагает, что современную структуру и состав растительный покров степей получил в четвертичное время. Исходя из этого, мы считаем, что описанные группировки в современном виде окончательно сформировались во время валдайского гляциала, когда на территории Подолии преобладала степная растительность (Зеров, 1950, 1952; Гричук, 1950; Зеров, Артюшенко, 1961). В то время заросли этих видов были широко распространены на днестровских склонах, а возможно встречались и на плакорах. По данным М. П. Гричук (1954), представители ряда *Leptocladae*, куда входит и хвойник двухколосковый, во время валдайского гляциала распространились до широты Ленинграда.

В среднем голоцене во время распространения в Западной Подолии в связи с потеплением климата широколиственных лесов ксерофитные группировки хвойника двухколоскового и миндаля низкого были вытеснены и сохранились только на указанном склоне благодаря его крутизне и экспозиции. Геоморфологические особенности этого местонахождения (южная экспозиция, большая крутизна склона и как следствие — отсутствие сформированного почвенного покрова) дают возможность предположить, что хвойник и миндаль росли здесь и во время днепровско-валдайского интергляциала и не были вытеснены широколиственными лесами, даже во время его оптимума, когда климат был более благоприятен для распространения широколиственных лесов, чем во время оптимума в голоцене (Зеров, 1952, 1963; Зеров, Артюшенко, 1961; Артюшенко и др., 1967). Таким образом, исходя из того, что территория Западной Подолии не была под ледником, а геоморфологические особенности местонахождения давали возможность этим видам сохраниться и не быть вытесненными лесной растительностью во время интергляциалов, мы считаем, что хвойник двухколосковый и миндаль низкий на днестровских склонах около с. Добровляны являются реликтами конца третичного периода. Ископаемые остатки рода *Ephedra* в нижнем Приднестровье известны уже из сарматских отложений (Баранов, 1959). В это время территория Подолии была покрыта Сарматским морем, от которого освободилась в верхнесарматское время (Лунгерсгаузен, 1938; Молявко, 1956; Бондарчук, 1959). Очевидно, началом плиоцена и нужно датировать появление этих видов на Подолии, куда они проникли с юго-востока. Во время лихвинского гляциала род *Ephedra* был распространен от указанного местонахождения гораздо дальше на север.

М. П. Гричук (1954) указывает на находки пыльцы ряда *Leptocladae* в начале лихвинско-днепровского интергляциала для Костромской области, где ни один вид *Ephedra* сейчас не растет. Разрыв лихвинского ареала сплошного распространения рассматриваемых видов на территории Западной Подолии происходил во время оптимума лихвинско-днепровского интергляциала, когда эти виды отступили на юг, в границы совре-

менной степи, на территории же Западной Подолии осталось только единственное рассмотренное островное их местонахождение.

Во время днепровского гляциала это местонахождение опять оказалось в полосе сплошного распространения этих видов, а во время оптимума днепровско-валдайского интергляциала, в связи с сужением ареалов этих видов, оно осталось отдельным островом. Во время валдайского гляциала, как было указано выше, граница сплошного распространения обоих растений, эфедры и миндаля, проходила гораздо севернее их днестровского местонахождения. На территории Украины пыльца хвойника в начале голоцена известна с Полесья (Пашкевич, 1963). В среднем голоцене во время фазы распространения широколиственных лесов произошел последний (современный) отрыв местонахождений этих видов от ареала их сплошного распространения.

Описанные нами заросли миндаля низкого и хвойника двухколоскового необходимо объявить заповедными.

ЛИТЕРАТУРА

Артюшенко О. Т., Т. Ф. Христофорова, О. В. Карева. (1967). Міндель-ріське міжльодовикове торфовище в околицях с. Крукеничі Львівської області. Україн. бот. журн., 24, 4. — Баранов В. И. (1959). Этапы развития флоры и растительности в третичном периоде на территории СССР. — Бондарчук В. Г. (1959). Геологія України. — Быков Б. А. (1960). Доминанты растительного покрова Советского Союза, I. — Гричук В. П. (1950). Основные этапы растительного покрова Восточно-Европейской равнины в четвертичном периоде. Тр. конференц. по спорово-пыльцевому анализу 1948 г., МГУ. — Гричук М. П. (1954). Распространение рода *Ephedra* в четвертичном периоде на территории СССР в связи с историей ландшафтов. Материалы по палеогеографии, I. — Заверуха Б. В. (1964). Реліктові і ендемічні рослини Кременецьких гір та необхідність їх охорони. В сб.: Охороняйте рідну природу. — Заверуха Б. В. (1965). Флора и растительность Кременецких гор. Автореферат диссерт. — Серов Д. К. (1950). Основные черты послеледниковой истории растительности Украинской ССР. Тр. конференции по спорово-пыльцевому анализу 1948 г., МГУ. — Серов Д. К. (1952). Нарис розвитку рослинності на території Української РСР у четвертинному періоді на основі палеоботанічних досліджень. Бот. журн. АН УРСР, 9, 4. — Серов Д. К. (1963). Хвощ великий (*Equisetum majus* Gars.)і хвощ строкатий *Equisetum variegatum* Schleich. в околицях Києва. Україн. бот. журн., 20, 6. — Серов Д. К., А. Т. Артюшенко. (1961). История растительности Украины со времени максимального оледенения по данным спорово-пыльцевого анализа. Четвертичный период, 13, 14, 15. — Клеопов Ю. Д. (1930). До історії рослинного вкриття України. Четвертинний період, 1—2. — Клеопов Ю. Д. (1941). Перигляциальные степи европейской части СССР. Тр. науково-дослідного інст, ботаніки, 4. — Клоков М. В. (1963). Основные этапы развития равнинной флоры европейской части СССР. Матер. по истории флоры и растит. СССР, 4. — Лавренко Е. М. (1951). Возраст ботанических областей внетропической Евразии. Изв. АН СССР, сер. 2. — Литвинов Д. И. (1891). Геоботанические заметки о флоре Европейской России. Бюлл. МОИП, нов. сер., 4, 3. — Лунгерсгаузен Л. (1938). Террасы Днестра. ДАН СССР, 19, 4. — Молявко Г. І. (1956). Палеогеографічний нарис території України в пізньому міоцені. Географічний збірник, 1. — Пачоский И. (1910). Основные черты развития флоры юго-западной России. — Пашкевич Г. О. (1963). Історія рослинності Житомирського Полісся в голоцені за даними спорово-пилкових досліджень. Україн. бот. журн., 20, 6. — Попов М. Г. (1949). Очерк растительности и флоры Карпат. МОИП, нов. сер., отд. ботанический, 5 (XIII). — Сакало Д. И. (1963). Экологическая природа степной растительности Евразии и ее происхождение. Матер. по истории флоры и растит. СССР, 4. — Сакало Д. И. (1966). Степная флора СССР, пути и закономерности ее исторического развития. Автореферат диссерт. — Соколов С. Я., О. А. Связева. (1965). География древесных растений СССР. — Gajewski W. (1931). Szczątki flori pierwotnej. w jarze Dnestru. Ochrana Przyrody. — Gajewski W. (1932). Stosunki geobotaniczne stepu «Masiok» i przyległych mu «hołd» okolicznych. Acta Societatis Botanicorum Poloniae. 9. — Gajewski W. (1934). Avenetum desertorum a monographical study. Bull. internat. de l'Acad. Polonaise des Sciences et des Lettres, Class des Sciences mathémat. et Naturelles, ser. B, 1. — Gajewski W. (1937). Elementy flory Polskiego Podola. Planta Polonica, 5. — Koczwara M. (1931). Zespoły stepowe Podola Pokuckiego. Prace geograficzne, 12. — Kozłowska A. (1931). Elementy genetyczne i pochodzenie flory stepowej Polski. Mémoires de l'Académie Polonaise des sciences et des lettres. Serie B, 4. — Szafer W. S., Kulczyński, B. Pawłowski. (1953). Rośliny Polskie.

Институт ботаники
Академии наук Украинской ССР,
Киев.

(Получено 12 V 1969).

УДК 582.662 (574)

Е. В. Ротшильд

SALSOLA EURYPHYLLA BOTSCH. — ОБИТАТЕЛЬ ПЕСТРОЦВЕТНЫХ МЕЛОВЫХ ПОРОД ПРИАРАЛЬЯ

С 2 рисунками

E. V. ROTSHILD. *SALSOLA EURYPHILLA* BOTSCH., AN INHABITANT OF VARIEGATED CALCAREOUS ROCKS IN THE AREA ADJOINING THE ARAL SEA

Отдельные виды растений, как известно, могут служить показателями различных горных пород (Викторов, 1955). Распространение широколистной солянки *Salsola euryphylla* Botsch., недавно описанной по моим сборам из Приаралья (Бочанцев, 1961), еще один пример такого рода.

Широколистная солянка — приземистый полукустарничек, отдельный куст, чаще всего венчающий небольшой бугорок, может достигать 50—70 см в диаметре и около 20 см в высоту. Стелющиеся корявые и извитые стебли иногда достигают 60 см длины, но чаще они короткие, не больше

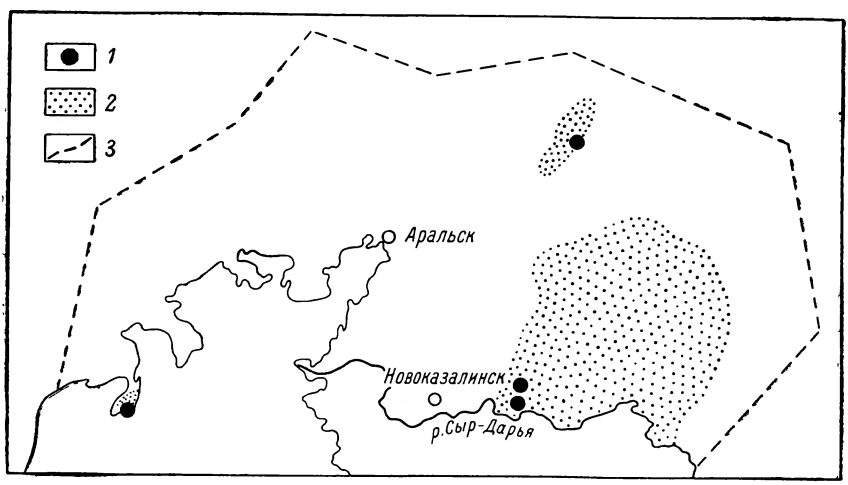


Рис. 1. Распространение широколистной солянки *Salsola euryphylla* Botsch.

1 — находки широколистной солянки; *2* — меловые породы; *3* — граница изученной территории.

10—20 см. От них отходят беловатые одногодичные побеги, обычно 5—7 см в длину, верхушка которых отмирает. По общему габитусу и характерным широким листьям эту солянку легко обнаружить в поле и отличить от других растений.

Обитает широколистная солянка только у мокрых солончаков и родников. На обширной территории, расположенной к северу и северо-востоку от Аральского моря (рис. 1), я осмотрел бóльшую часть таких солончаков и почти все родники, но нашел эту солянку только в трех местах, значительно удаленных одно от другого.

Везде широколистная солянка растет на обнажениях меловых пород, причем только там, где меловые слои нарушены разломами. Особенно характерна она для обнажений пестроцветных свит континентальных меловых отложений. На изученной территории Приаралья меловые породы выходят на поверхность в трех районах поднятий: на нижней Сыр-Дарье, в центре Приаральских Каракумов и на п-ове Куланды. В каждом из этих мест обнаружена широколистная солянка (рис. 1).

В Приаральских Каракумах несколько кустиков этой солянки я нашел у родника Тамкайнар на соленосных суглинках по склону водомоины,

пересекающей возвышенность, сложенную верхнемеловыми породами. В районе нижней Сыр-Дарьи очень редкой эта солянка была у края сора во впадине близ могилы Шим. Обычной широколистная солянка оказалась немного южнее, близ разъезда Эйлекшиказах. Здесь она обитала по краям соров на обнажениях глин яркого кирпично-красного цвета.

На п-ове Куланды широколистную солянку я нашел как-раз там, где выходы пестроцветной свиты континентальных отложений нижнего мела нарушены разломами (рис. 2). Подробная характеристика пород этой свиты приведена в книге А. Л. Яншина (1953 : 116). На этом участке полуострова много мокрых солончаков с небольшими поросшими тростником буграми в местах выхода грунтовых вод. У большей части солончаков, где коренные породы скрыты под плащом рыхлых наносов, широколистной солянки нет. Это растение можно найти только в тех немногих котловинах, где обнажаются красные глины пестроцветной толщи с мелкими темными плиточками железистых песчаников. Солянка росла на небольших бугорках среди соров и вокруг них.

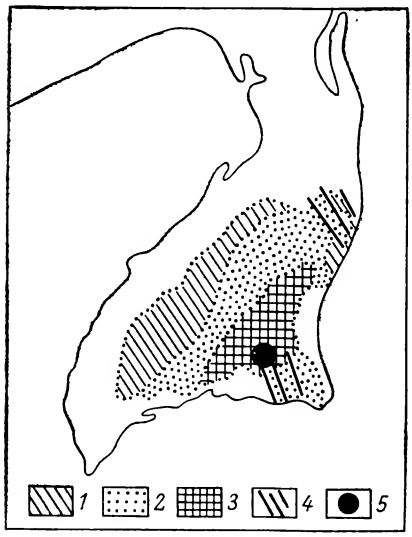


Рис. 2. Выходы меловых пород на п-ове Куланды (по А. Л. Яншину, 1953 : 114) и местонахождение широколистной солянки.

1 — морские отложения верхнего мела; *2* — две верхние свиты континентальных отложений нижнего мела; *3* — пестроцветная свита континентальных отложений нижнего мела; *4* — сбросы; *5* — местонахождение широколистной солянки.

Вместе с *Salsola euryphylla* в местах находок этой солянки у солончаков росли *Atriplex cana*, *A. verrucifera*, *Halocnemum strobilaceum*, *Limonium suffruticosum*, *Suaeda physophora*, *Nitraria schoberi*, *Kalidium caspicum*, *Camphorosma lessingii*, *Tripolium vulgare*, *Puccinella dolicholepis*. Из однолетников здесь встречались *Borsczowia aralo-caspica*, *Suaeda heterophylla*, *Salsola nitraria*, *S. turgaica*, *Petrosimonia* sp.

Этими находками ограничиваются известные пункты распространения *Salsola euryphylla*. На средней Эмбе на солончаках и у родников в местах распространения пород мелового возраста широколистную солянку я не нашел.

Широколистная солянка — типичный представитель древней флоры пестроцветов, о которой писал М. Г. Попов (1922, 1923). Морфологическое своеобразие, жизненная форма галофильного суккулентного полукустарничка, крайняя степень эндемизма, узкая ограниченность распространения, разорванный ареал — все это свойственно и характерным обитателям пестроцветных толщ Средней Азии и эндемику Приаралья — широколистной солянке.

ЛИТЕРАТУРА

Бочанцев В. П. (1961). Новый вид рода *Salsola* L. Бот. матер. гербария Бот. инст. АН СССР, XXI. — Викторов С. В. (1955). Использование геоботанического метода при геологических и гидрогеологических исследованиях. — Попов М. Г. (1922). О растительности гор Сарытау и урочища Сель-Рохо в Кокандском уезде Ферганской области. Тр. Туркест. гос. унив., 4, Ташкент (Избр. соч., 1958, Ашхабад). — Попов М. Г. (1923). Флора пестроцветных толщ (краснопесчаниковых низкогорий) Бухары. (Фрагмент к истории флоры Туркестана). Тр. Туркест. научн. общ., 1. — Яншин А. Л. (1953). Геология северного Приаралья.

Всесоюзный научно-исследовательский противочумный институт «Микроб», г. Саратов.

(Получено 4 I 1968).

УДК 561.44 (479.22)

М. П. Долуденко и Ц. И. Сванидзе

НОВЫЙ ВИД *ANTHROPHYOPSIS* ИЗ ГРУЗИИ

С 1 рисунком и 2 таблицами рисунков

M. P. DOLUDENKO AND C. I. SVANIDZE.
A NEW SPECIES OF *ANTHROPHYOPSIS* FROM GEORGIA

Род *Anthrophyopsis* был установлен давно (Nathorst, 1878), однако находки отпечатков листьев этого растения встречаются довольно редко. В настоящее время известно 3 вида *Anthrophyopsis*: *A. crassinervis* Nath., *A. leeiana* (Sze) Florin и *A. miassica* Vlad.

Виды	Автор, год	Местонахождение, возраст
Anthrophyopsis crassinervis Nath.	Nathorst, 1878	Швеция, рэт
A. crassinervis Nath.	Harris, 1926	Гренландия, рэт
Glossopteris crassinervis (Nath.) Harris	Harris, 1932	То же
A. crassinervis Nath.	Harris, 1937	» »
A. crassinervis Nath.	Сы и Сюи Жень, 1954	Китай, рэт
A. crassinervis Nath.	Владимирович, 1958	СССР, Памир, верхний триас
Macroglossopteris leeiana Sze	Sze, 1931	Китай, лейас
Anthrophyopsis leeiana (Sze) Florin	Florin, 1933	То же
A. leeiana (Sze) Florin	Сы и Сюи Жень, 1954	Китай, рэт
Anthrophyopsis miassica Vlad.	Владимирович, 1958	СССР, Восточный Урал, верхний триас

Натгорст относил род *Anthrophyopsis* к папоротникам, но Харрис (Harris, 1926), изучив строение эпидермиса *A. crassinervis* из Гренландии, обнаружил, что оно очень сходно со строением эпидермиса рода *Ctenis* и что, следовательно, *Anthrophyopsis* является, по-видимому, представителем цикадовых или во всяком случае голосеменных. Подробнее история этого рода приведена в статье В. П. Владимирович (1958).

Отпечатки *Anthrophyopsis*, обнаруженные в Грузии в разрезе по р. Нарула, в континентальной вулканогенной толще, которая в геологической литературе известна под названием «нижних туффитов» (Гамкрелидзе, Чихелидзе, 1932), нельзя отождествить ни с одним из известных видов, поэтому авторы отнесли его к новому виду *A. narulensis*. Возраст этих отложений из-за отсутствия фауны был предметом споров, и часть исследователей (Кахадзе, 1947; Дзоценидзе, 1948, 1959; Дзоценидзе и др., 1953; Канчавели, 1964) относит их к нижнему лейасу, а другая часть (Схиртладзе, 1960, 1964) рассматривает их как верхнепалеозойско-триасовые. Хотя ископаемые растения являются единственными органическими остатками, найденными в «нижних туффитах», они до настоящего времени специальному изучению не подвергались. Ныне из этих отложений нами собран богатый флористический материал (*Dictyophyllum*, *Cladophlebis*, *Anomozamites*, *Pterophyllum*, *Taeniopteris*, *Podozamites*, и др.), находящийся в процессе обработки, но который уже сейчас дает возможность предположить нижнеюрский возраст вмещающих слоев.

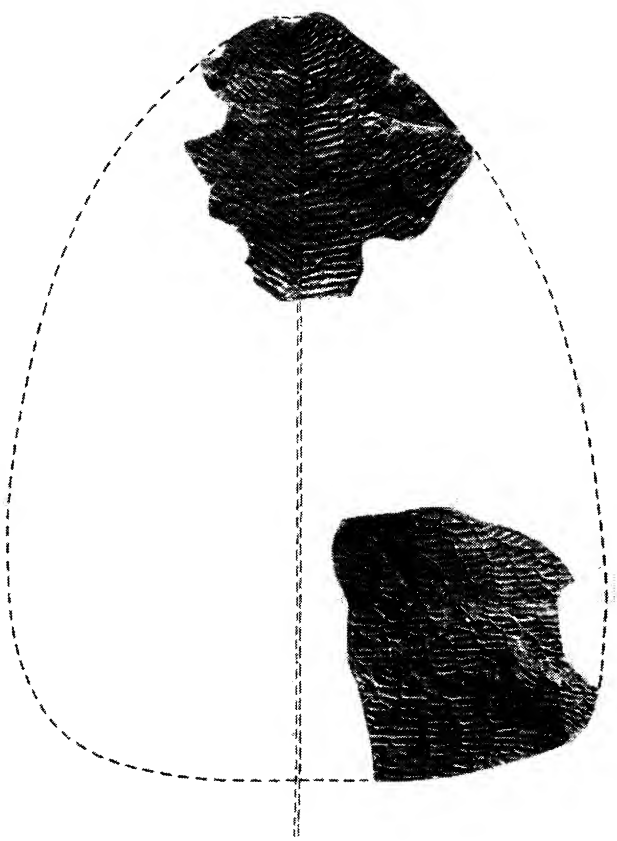
РОД *ANTHROPHYOPSIS* NATHORST, 1878

Anthrophyopsis narulensis Dolud. et Svan. sp. n.

Табл. I, фиг. *1—5*; табл. II, фиг. *1—7*, рис. 1 в тексте

Голотип в Тбилисском государственном университете № 195/1, Западная Грузия, р. Нарула, сел. Дыликаури, нижняя юра (?), свита «нижних туффитов».

Диагноз. Листья крупные, яйцевидные, удлиненно-яйцевидные или овальные, шириною до 150 мм. Края цельные, ровные, иногда слаболопастные. Верхушка широко закругленная или слегка выемчатая, основание широко закругленное или усе-



Реконструкция листа *Anthrophyopsis narulensis* sp. n. (*сверху* — обр. 195/1; *снизу* — обр. 193/1, уменьш. 2).

ченное. Стержень тонкий, 1—2 мм, с точечными углублениями на поверхности. Жилки грубые, выпуклые, отходят от стержня в основании и в средней части листа почти под прямым углом, а у верхушки под более острым углом. Боковые жилки соединены поперечными анастомозами, образующими ячеи. Ячеи, расположенные ближе к стержню, удлиненные, пяти-шестиугольные, ближе к краю они становятся более короткими и округлыми. Длина ячей меняется от 20 до 1 мм, ширина — от 3 до 1 мм. От стержня к краю листа ячеи расположены обычно в очередном порядке, иногда друг за другом, образуя параллельные ряды. Ячеи образуют более или менее четкие вертикальные полосы (от верхушки к основанию). Верхняя поверхность ячей выпуклая, нижняя вогнутая.

Описание. В коллекции имеется свыше 30 образцов с отпечатками фрагментов листьев этого вида, однако полных экземпляров найти не удалось. На табл. *I*, *1*, *3*, *5* изображена верхняя часть широкого, крупного, немного асимметричного листа, принятого нами за голотип. Длина сохранившейся части 70 мм, ширина свыше 70 мм, у верхушки 20—22 мм. Верхушка закругленная, слегка выемчатая. Стержень тонкий, шириной в 1.5—2 мм, прямой, выпуклый. Боковые жилки правой стороны листа от-

ходят от стержня почти под прямым углом, и лишь у верхушки этот угол достигает 70—80°. Жилки грубые, выпуклые, соединены анастомозами, отходят от стержня на расстоянии 1—3 мм друг от друга. Ячеи, примыкающие к стержню, вытянутые, четырехпятиугольные, далее они укорачиваются и у края становятся округлыми. Количество ячей правой половины листа меняется от 4 до 9 в горизонтальном ряду, считая от верхушки книзу. Жилки левой стороны отходят от стержня под углом 50—60°. Ячеи здесь у́же и длиннее даже у края и имеют ромбовидную форму. От верхушки к основанию они образуют более или менее выдержанные вертикальные полосы.

Среди большого количества образцов обнаружен только один отпечаток (табл. II, *6*) нижней части листа. И на отпечатке, и на помещенной в таблице фотографии хорошо виден нижний ровный край листа. Самое основание листа не сохранилось, однако, судя по имеющемуся отпечатку, можно предположить, что оно было или усеченным, или широко закругленным. Имея в своем распоряжении несколько отпечатков верхушек и один отпечаток нижней части листа, мы попытались представить себе, каким мог быть лист этого вида. По-видимому, форма его была яйцевидной или овальной. Реконструкция такого листа, уменьшенного в 2 раза, изображена на рисунке. Верхушкой его служит образец, принятый за голотип (табл. I, *1*), а основанием отпечаток нижней части листа, приведенный на табл. II, *6*.

Лист, представленный на табл. I, *2*, несколько отличается от всех остальных имеющихся в коллекции листьев своей узкой продолговатой формой и не ровным, а слаболопастным краем. Неровный край, который виден на фотографии справа, не является следствием только механического повреждения отпечатка, хотя маленький кусочек листа здесь и откололся, что хорошо видно под бинокуляром. По-видимому, листья этого растения могли быть и слаболопастными. Об этом свидетельствует также и обрывок, вероятно, лопасти, изображенный на табл. II, *7*. Весьма вероятно, что это были не типичные, а редко встречающиеся листья, поскольку среди огромного количества отпечатков, как имеющихся в нашем распоряжении, так и просмотренных непосредственно в поле, лопастей или даже фрагментов листьев со слаболопастным краем нами больше не было встречено. На табл. I, *4* представлен также типичный лист этого вида с характерными вертикальными полосами, образованными ячеями.

Нам, к сожалению, не удалось изучить строение эпидермиса этого вида, поскольку углистая корочка, которая сохранилась на некоторых отпечатках, полностью разрушалась при мацерации. Попытка изучить эпидермис под люминесцентным микроскопом также не увенчалась успехом.

С р а в н е н и е. Характерной чертой *A. narulensis*, отличающей его от известных видов, является наличие более или менее выдержанных вертикальных полос, образованных ячеями, идущими от верхушки листа к основанию. Второй признак — точечные углубления (вероятно, следы волосков) на стержне. Следует отметить также, что на отпечатках очень хорошо видно, что верхняя поверхность ячей выпуклая, а нижняя вогнутая. Кроме этого, существует еще ряд признаков, по которым можно отличить грузинский вид от трех ранее известных. От *A. crassinervis*, стержень которого имеет продольно-струйчатую скульптуру, наш вид отличается наличием точечных углублений на нем. От *A. leeiana* из лейаса Китая (Sze, 1931) *A. narulensis* отличается меньшими размерами листьев, более мелкими ячеями, иным основанием листа (у *A. leeiana* основание клиновидное) и более узким стержнем. Помимо этого, у *A. leeiana* анастомозы начинаются очень близко к стержню. Отпечатки листьев *A. leeiana* из рэтских отложений Китая (Сы и Сюи Жень, 1954) довольно сходны с нашими, но отличаются от них жилкованием — ячеи не образуют вертикальных полос — и более толстым стержнем. От *A. miassica*, имеющего относительно мелкие листья и очень густо расположенные жилки, *A. narulensis* отличается скульптурой стержня (у *A. miassica* он морщинистый) и шириной его. Кроме того, жилки грузинского вида очень часто анастомозируют, в то время как боковые жилки *A. miassica*, по свидетельству автора этого вида, лишь изредка дихотомируют и соединяются анастомозами на разных расстояниях от стержня, но чаще вблизи края листа.

М е с т о н а х о ж д е н и е. См. голотип.

ЛИТЕРАТУРА

Владимирович В. П. (1958). Первые находки рода *Anthrophyopsis* в верхнетриасовых отложениях СССР. Бот. журн., 12. — Гамкрелидзе П. Д. и С. С. Чихелидзе. (1932). К геологии части долины р. Дзирулы. Вестн. Геолог. инст. АН Груз. ССР, 10, 3. (На грузинском яз.). — Дзоценидзе Г. С. (1948). Домиоценовый эффузивный вулканизм Грузии. Инст. геолог. минерал. АН Груз. ССР 1. — Дзоценидзе Г. С. (1959). Древняя кора выветривания в Грузии. Тр. первой конференции закавказских университетов. — Дзоценидзе Г. С., Н. И. Схиртладзе, И. Д. Чечелашвили. (1953). Литология лейасовых отложений Дзирульского массива. Тр. Геолог. инст. АН Груз. ССР, сер. минералого-петрограф., III. — Канчавели А. Л. (1964). Новые материалы «О нижних туфитах» полосы Шроша—Нарула. Сообщ. АН Груз. ССР, 33, 3. — Кахадзе И. Р. (1947). Грузия в юрское время. Тр. Геолог. инст. АН Груз. ССР, 3 (8). — Схиртладзе Н. И. (1960). Новые данные о верхнем палеозое Храмского массива. ДАН СССР, 130, 1. — Схиртладзе Н. И. (1964). Верхний палеозой—триас. Грузинская глыба. Геология СССР, X, Грузинская ССР, часть 1. — Сы и Сюи Женъ. (1954). Руководящие ископаемые Китая. Растения. (На китайском яз.). — Florin R. (1933). Studien über die *Cycadales* Mesozoikums nebst Erörterungen über Spaltöffnungsapparate der *Bennettitales*. K. Svenska Vetensk. Akad. Handl., 12, 5. — Harris T. M. (1926). The Raetis Flora of Scoresby Sound, East Greenland. Medd. Grønland, 68. — Harris T. M. (1932). The fossil flora of Scoresby Sound, East Greenland, part 2. Medd. Grønland, 85, 3. — Harris T. M. (1937). The fossil flora of Scoresby Sound East Greenland, part 5. Medd. Grønland, 112, 2. — Nathorst A. G. (1878). Om floran Skånes Kolförande Bildingar, I, Floran vid Bjuf. Sveriges geol. undersökning, ser. C., 27. — Sze H. C. (1931). Beiträge zur Liassische Flora von China. Mem. Nat. Res. Zust. Geol. Acad. Sinica, 12.

Геологический институт
Академии наук СССР,
Москва
и
Тбилисский государственный университет.

(Получено 15 X 1965).

УДК 561.5 : 582.657.2 (118.22)(571.66)

А. И. Челебаева

О НАХОДКЕ ЛИСТЬЕВ *RUMEX* В ИСКОПАЕМОМ СОСТОЯНИИ

С 1 рисунком и 2 таблицами рисунков

A. I. CHELEBAYEVA. ON A FIND OF FOSSIL *RUMEX* LEAVES

Род *Rumex* в ископаемом состоянии известен с миоцена. Плоды щавелей найдены в миоценовых и плиоценовых отложениях Украины, Западной Сибири, Воронежской области, в плиоцене Франции и Англии. Отпечатки листьев этого рода до сих пор не были описаны с территории СССР.

В 1963—1964 гг. во время полевых работ на хр. Тумрок (система Восточного Камчатского хребта) сотрудниками Института вулканологии и Геологического института СО АН СССР А. Е. Шанцером, А. Р. Гептнером и автором данной статьи была собрана коллекции растительных остатков из нижней части мощной вулканогенно-осадочной толщи (щапинская свита) в истоках р. Левой Щапиной, на водоразделе ее с истоками р. Адриановки. Первые сведения о распространении осадочных пород с флористическими остатками в верховьях р. Левой Щапиной принадлежат геологу Мокроусову. Выделенная нами в 1963 г. щапинская свита представлена в ее основании прибрежно-морскими фациями, быстро сменяющимися в вертикальном разрезе континентальными отложениями. Общая мощность свиты 900 м. Фауна из морской части разреза характерна для кавранской серии миоценово-плиоценового возраста. Изучение систематического состава щапинской палеофлоры и сравнение ее с ископаемыми третичными флорами Камчатки позволят в дальнейшем более точно судить о возрасте этой флоры, вероятно очень молодой (плиоценовой).

Листья *Rumex* обнаружены в одном из прослоев песчаника, где они были захоронены в слабо деформированном состоянии — изогнутые, подвернутые, реже не деформированные. В этом же прослое найдены крупные фрагменты листьев (ваий) папоротника *Onoclea sensibilis* L. Очевидно, листья не претерпели сколько-нибудь значительного перемещения и захоронены вблизи места произрастания.

Описываемые ниже остатки интересны и важны для познания истории рода *Rumex* и истории флоры Камчатки, а также и для понимания закономерностей сохранения листьев в ископаемом состоянии.

Описание материала

Все отпечатки хорошей сохранности, заключены в крепких светло-серых мелкозернистых песчаниках. Все они неполные, отчасти за счет разрушения при сборе материала; жилкование на всех отпечатках очень четкое, кутикулярная пленка не сохранилась. Остатки очень крупных листьев сохранились на нескольких отпечатках. Наиболее крупный из них — № 411-19/10 (табл. I), 194 мм длины и 145 мм ширины, представляет собой среднюю часть листа, имевшего пластинку около 30—40 см длины и 19 см ширины, продолговатояйцевидной формы. Край цельный, слабо волнистый. Средняя жилка мощная, прямая, ребристая, шириной 4 мм; длина сохранившейся ее части 146 мм. Боковые жилки почти супротивные, вдавленные, сильные, почти прямые или слабо изогнутые, отходят от главной под прямым углом и слегка дуговидно направлены кверху. Расстояние между ними 20—28 мм. На расстоянии $^1/_2$ или $^2/_3$ половины ширины пластинки или несколько более вторичные жилки разветвляются на две равные по толщине жилки, которые соединяются с выше и ниже расположенными вторичными жилками, образуя крупные петли, в общем перпендикулярные главной жилке. От вторичных петель отходят многочисленные, менее вдавленные жилки третьего порядка, направляющиеся к краю листа и образующие вдоль него несколько рядов более мелких, узких петель, почти перпендикулярных краю. Кроме вторичных, от главной жилки отходят по 1—3 промежуточных, которые вместе с третичными ломаными жилками образуют редкую изометрическую сетку внутри поля вторичных петель.

Отпечатки фрагментов почти такого же крупного листа сохранились на отп. 411-19/11 и 411-19/12, представляющих две половины листа, сложенного вдоль средней жилки, промежуток между которыми был заполнен породой. Длина сохранившейся части 208 мм, ширина в средней части 162 мм. Левая половина листа сохранилась полнее. Основание широкое, выемчатое. Край цельный, неровный. Главная жилка мощная, бороздчатая, к верхушке несколько изогнутая. Вторичные жилки перпендикулярны главной, сильные, слегка вдавленные, почти прямые, разветвляются на расстоянии $^1/_2$—$^2/_3$ полозины ширины листовой пластинки и образуют угловатые узкие петли. Расстояние между жилками изменяется от 20 до 13 мм. Вблизи основания две-три пары вторичных жилок сближены и отогнуты книзу, несколько расходятся к краю. Сближение вторичных жилок и слабо веерообразное расхождение их хорошо видны и на сохранившемся участке основания правой половины листа. Третичные жилки образуют с промежуточными редкую многоугольную сетку внутри полей между вторичными жилками и ряды все уменьшающихся к краю узких перпендикулярных краю петель. Сеть более высоких порядков рыхлая, слабо заметная.

Очень хорошо выражены особенности вторичного жилкования на отп. 411-19/13, также представляющем среднюю часть листа, сложенного вдоль главной жилки.

Отпечаток листа значительно меньших размеров представлен на отп. 411-19/14. Длина сохранившейся части листа 118 мм, ширина 69 мм. Форма продолговатая, к верхушке и основанию постепенно суживающаяся. Верхушка и основание на отпечатке отсутствуют. Край цельный, неровный (левый край подвернут). Средняя жилка прямая, сильная, бороздчатая. Вторичные жилки рельефные, слегка вдавленные, супротивные и очередные, отходят от средней под прямым углом, прямые, параллельные. На расстоянии около $^1/_2$ половины ширины листовой пластинки они круто поднимаются кверху, разветвляясь в месте перегиба. Между собой они образуют крупные трапециевидные петли, вытянутые поперек листовой пластинки. По периферии этих петель располагается ряд более мелких, образованных окончаниями жилок второго порядка и жилками третьего порядка. Вдоль края листа имеется еще ряд узких перпендикулярных краю петель, образованных еще более тонкими и нежными жилками. В верхней части листа вторичные жилки отходят под меньшим углом и дуговидно поднимаются кверху, соединяясь третичными ответвлениями с соседними вторичными жилками. Между вторичными жилками иногда отходят от средней по одной дополнительной, иногда довольно сильной. Расстояние между вторичными жилками 11—19 мм. Текстура листа плотная.

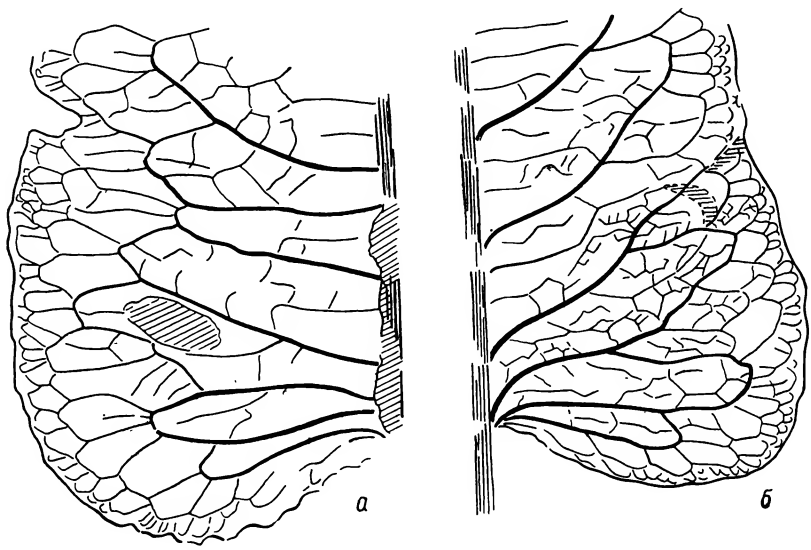
Нижняя часть листа такого же размера лучше всего сохранилась на отп. 411-19/15 (табл. II, *4*). Листовая пластинка расширяется книзу и имеет широко округленное глубоковыемчатое основание. Край листа цельный, неровный, иногда волнистый, особенно у основания, за счет чего в нижней части листа создается видимость грубой зубчатости (выемчатости). Вторичные жилки (4 пары) тесно сближены у основания, две из них отогнуты вниз. В остальном жилкование сходно с описанным на предыдущих отпечатках. Все жилки слегка вдавленные, текстура листа сочная, нежная.

На отп. 411-19/16 сохранился небольшой фрагмент основания листа с частью толстого ребристого черешка. Верхняя часть листа, представленная на обр. 411-19/17а, имеет широко суженную форму с притупленной верхушкой (табл. II, *1*). Средняя жилка проходящая, боковые, слегка вдавленные, отходят под прямым углом и образуют поперечно вытянутые широкие петли. Край цельный, слегка подвернутый.

Отпечатки на обр. 411-19/18 и 411-19/19 представляют более суженные кверху формы с острой верхушкой. Средняя жилка проходит в верхушку, вторичные перпендикулярны ей. Край цельный.

На обр. 411-19/20 отпечаток верхней части, видимо, небольшого листа, имеет удлиненную, постепенно суженную острую верхушку. Средняя жилка проходящая, боковые перпендикулярны ей. Край цельный (табл. II, *3*).

Кроме описанных отпечатков в коллекции есть три неполных отпечатка верхней части листьев средних размеров и ряд более мелких фрагментарных отпечатков.



Характер жилкования в нижней части листа *Rumex grandifolius* Chelebayeva sp. n. (*а*) и *R. aquaticus* L. (*б*).

Приведенный материал дает возможность составить общее представление об облике найденного нами в ископаемом состоянии растения. Большие размеры листовой пластинки, тонкой и сочной, с сильной средней жилкой, переходящей в мощный бороздчатый черешок, а также характер вторичного жилкования свойственны скорее всего травянистым формам. Среди обитающих в настоящее время на Камчатке травянистых растений подобными листьями обладает только один вид, наиболее крупный из дальневосточных щавелей — *Rumex aquaticus* L.

Листья последнего продолговато-яйцевидные с более или менее выемчатым основанием, иногда сердцевидные, самые верхние — ланцетные, с округлым основанием, цельнокрайные, по краю зачастую волнистые или внизу слабозубчатые, 15—40 см длины и 8—25 см ширины, с мощным бороздчатым черешком до 40—42 см длины. Верхушка постепенно суженная, притупленная или округленная, у верхних листьев узкая, острая. Средняя жилка широкая, сочная, бороздчатая, боковые — сильные рельефные. Боковые жилки очередные и супротивные, отходят от средней под углом от 40 до 75—80°, более или менее дугообразно поднимаются кверху и, соединяясь с последующими, образуют крупные петли. В нижней части листа (см. рисунок) они сближены и отходят под прямым углом или под очень острым, но почти сразу же отогнуты и идут перпендикулярно главной жилке или опускаются книзу (при глубоковыемчатом или сердцевидном основании). Третичные жилки тонкие, образуют более мелкие петли по периферии вторичных и ломаными анастомозами соединяют вторичные. Дополнительные жилки в числе 1—3, перпендикулярны средней жилке. Жилки более высоких порядков образуют тонкую изометрическую сеточку. Ископаемые отпечатки отличаются от листьев *Rumex*

aquaticus L. только углом отхождения боковых жилок, который у них близок к 90° как в нижней, так и в верхней части листа.

Rumex aquaticus L. произрастает в долинах рек, по речным берегам и островкам, в береговых лесах и луговинах, у ключей. Листья водного щавеля в живом состоянии упругие, плотные и сочные, со слегка или сильно вдавленной системой жилок. Отделенные от корня они быстро вянут, а при высушивании теряют выпуклость и рельефность жилкования, а также естественное расположение жилок за счет смятия краевых частей пластинки. Поэтому ископаемые остатки, видимо захороненные в прижизненном состоянии, более сходны с живыми листьями этого вида, чем с гербарными образцами.

Большое морфологическое сходство листьев ископаемого щавеля с хр. Тумрок с современным *Rumex aquaticus* L., произрастающим на Камчатке, позволяет рассматривать данную находку как ископаемый аналог этого вида или прототип ряда крупнолистных современных щавелей (*Rumex aquaticus* L., *R. confertus* Willd. и др.). Однако более точно установить родство по отпечаткам листьев невозможно. Ископаемый вид мы называем *Rumex grandifolius* sp. n.

Голотип. Институт вулканологии СО АН СССР, № 411-19/10.

Диагноз. Листья крупные, продолговато-яйцевидные, с выемчатым основанием, с постепенно суженной острой или притупленной верхушкой, у верхушечных листьев с узко вытянутой верхушкой, цельнокрайные, волнистые в нижней части листа, с сильной проходящей средней жилкой и мощным бороздчатым черешком. Боковые жилки очередные и супротивные, прямые или изогнутые, в общем перпендикулярные средней, образуют вытянутые поперек пластинки листа крупные петли, от которых к периферии листа отходят третичные жилки, образующие ряды все более мелких и узких петель, перпендикулярных краю. У основания листа боковые жилки сближены и отогнуты вниз. Внутри полей между вторичными жилками третичные образуют редкую изометрическую сетку, соединяясь также с дополнительными боковыми жилками, которых может быть по одной, редко по две.

Местонахождение: хр. Тумрок, водораздел истоков рек Левой Щапиной и Адриановки, в 5 км к ЮЮЗ от горы Граничной; плиоцен.

ЛИТЕРАТУРА

Воробьев Д. П. (1963). Растительность Курильских островов. — Дорофеев П. И. (1963). Третичные флоры Западной Сибири. — Кац Н. Я., С. В. Кац, М. Г. Кипиани. (1965). Атлас и определитель плодов и семян, встречающихся в четвертичных отложениях СССР. — Комаров В. Л. (1929). Флора полуострова Камчатки, II. — Комаров В. Л. (1903). Флора Маньчжурии, II, 1. Тр. импер. С.-Петерб. бот. сада., XXII, 1. — Комаров В. Л. и Е. Н. Клобукова-Алисова. (1931—1932). Определитель растений Дальневосточного края. — Нейштадт М. И. (1954). Определитель растений. — Основы палеонтологии. (1963). Голосеменные и покрытосеменные. — Раменская М. Л. (1960). Определитель высших растений Карелии. — Lamotte R. S. (1952). Catalogue of the Cenozoic plants of North America Through 1950. The Geol. Soc. Amer. Memoir., 51.

Институт вулканологии
Сибирского отделения
Академии наук СССР,
г. Петропавловск-Камчатский.

(Получено 25 IV 1968).

УДК 582.632.2 (234.92)

Р. И. Арушанян

НОВОЕ МЕСТОНАХОЖДЕНИЕ БУКА *FAGUS ORIENTALIS* L. В НАГОРНОМ КАРАБАХЕ

С 1 рисунком

R. I. ARUSHANIAN. A NEW LOCALITY OF *FAGUS ORIENTALIS* L. IN THE MOUNTAINOUS PART OF KARABAKH

Бук восточный *Fagus orientalis* L. является основной и весьма ценной лесообразующей породой восточной части Малого Кавказа. На территории Нагорно-Карабахской автономной области, в восточной части Малого Кавказа, бук растет начиная от предгорий (600 м над ур. м.) и до зоны субальпийских лугов (200 м над ур. м.), образуя чистые и смешанные буково-дубовые и буково-грабовые леса. Мощные, в основном мертвопокровные, буковые леса с ровными и полнодревесными стволами расположены в среднем течении р. Тертерчай, в зоне 800—1500 м., с запасами древесины 600—800 м³ на 1 га. Здесь встречаются деревья, диаметр которых достигает свыше 1.5 м, а высота до 45 м, поражающие мощностью своих серых, колоннообразных стволов с плотно сомкнутыми, сильно затеняющими кронами. Здесь же, в бассейнах рек Турогачай и Бадарачай, на высоте 800—1200 м. над ур. м. встречаются буковые насаждения со вторым ярусом, образованным *Taxus baccata* и подлеском из *Ilex agnifolium*, с бедным травянистым покровом. Основные буковые насаждения распространены на территории Мардакертского района, в бассейне р. Тертерчай, по обоим берегам ее среднего и верхнего течения. К западу они по правому берегу Тертерчая поднимаются до нижней части территории Кельбаджарского района, а на юге доходят до водораздела между Ходжалу-Чай и Буллуджа-Чай Степанакертского района.

До сих пор восточной границей бука в Нагорном Карабахе считалась р. Ходжалу-Чай (Прилипко, 1954 г.).

Недавно нами обнаружено новое местонахождение бука (см. рисунок) в 50 км южнее указанного предела распространения бука восточного. на границе между Гадрутским и Мартунинским районами Нагорно-Карабахской автономной области. Буковый фитоценоз обнаружен нами в лесном квартале № 49 Тарнаварзского лесничества, на северной части отрога Малый Кирс, входящего в состав Карабахского хребта Малого Кавказа. Местонахождение бука расположено на северо-западном склоне крутизной 35—40°, на высоте 1200 м над ур. м. Состав лесонасаждения характеризуется преобладанием бука с примесью граба. Подлесок образуют лещина, бересклет широколистный, шиповник (единично). Бонитет леса II, полнота 0.8. Всходы бука единичные, к 26 VII 1968 их средняя высота составляла 12 см, имеются единичные всходы дуба. а граб и клен дали обильные всходы. Травяной покров развит слабо, он образован главным образом *Festuca montana*, *Pteridium tauricum*, *Sanicula europaea*. *Polygonatum polyanthemum* и немногими другими.

Диаметр самых крупных деревьев бука достигает 1—1.10 м. Срубленное нами 32-летнее дерево высотой 18 м, на высоте 1.3 м имело диаметр 11. 3 см. Бук в насаждении отличается ранним облиственим и поздним листопадом. Окружающий лес состоит из граба 30—40-летнего возраста. II бонитета, полнотой 0.8.

Этот небольшой участок букового насаждения является крайней восточной границей распространения бука на Малом Кавказе и заслуживает строгой охраны.

Степанакертский лесхоз,
Нагорно-Карабахская АО
Азербайджанской ССР.

(Получено 27 VI 1969).

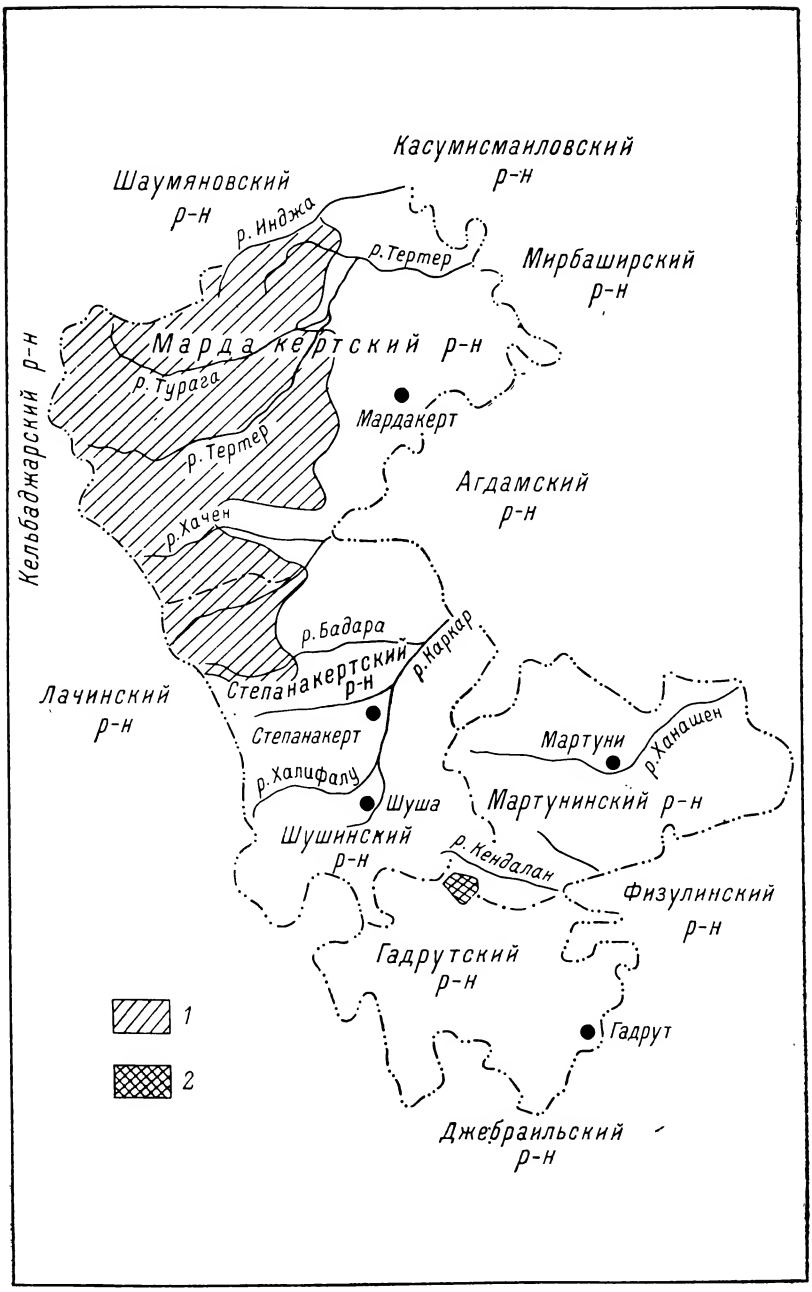


Схема распространения бука восточного в восточной части Малого Кавказа и новое его местонахождение.

1 — ареал *Fagus orientalis*; *2* — новое местонахождение бука.

УДК 581.84 : 633.51 : 632.954

А. С. Дариев и А. В. Воеводин

ИЗМЕНЕНИЕ АНАТОМИЧЕСКОГО СТРОЕНИЯ ПРОРОСТКОВ ХЛОПЧАТНИКА ПОД ДЕЙСТВИЕМ ГЕРБИЦИДОВ

С 2 рисунками

A. S. DARIEV AND A. V. VOEVODIN. THE CHANGES OF THE ANATOMICAL STRUCTURE OF COTTON SEEDLINGS INDUCED BY HERBICIDES

Действие гербицидов на анатомо-морфологическое строение растений хлопчатника *Gossypium hirsutum* ssp. *euhirsutum* Mauer еще не изучено. Судя по литературным данным, разными авторами исследовалось влияние 2,4-Д, гексахлорана, 2М-4Х (Калинин и др., 1959; Рубин, Грицаенко, 1964; Николаевский, 1962) и частично далапона и хлор-ИФК (Каспирова. 1959) на анатомическое строение кукурузы, гороха, льна-долгунца, лука. подсолнечника, редиса и других культурных растений.

Согласно данным этих авторов, в опытах с однодольными (например, с овсом) отмечались недоразвитость и хрупкость тканей междоузлий под действием 2,4-Д. При этом отмечено разрастание тканей стебля и образование придаточных корней у нижних стеблевых узлов. Опрыскивание посевов кукурузы гербицидом 2,4-Д до и после их появления усиливало деятельность перицикла в меристематической зоне стеблевых междоузлий, а у проростков гороха приводило к образованию многоядерных клеток в корнях.

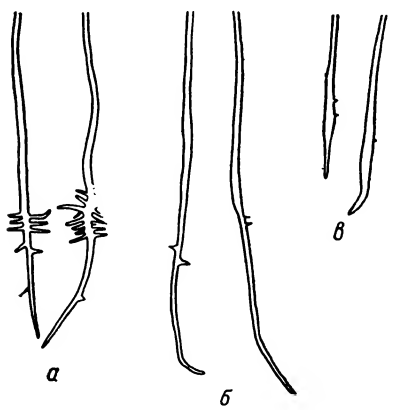


Рис. 1. Корни 12-дневных проростков хлопчатника.

а — обработан котораном; *б* — обработан хлор-ИФК; *в* — контроль.

Мы изучали действие гербицидов котората, метурина (в дозах 2, 3 и 4 кг/га и хлор-ИФК (в дозах 10, 15 и 20 кг/га) на растениях хлопчатника при применении этих гербицидов в борьбе с однолетними сорняками. В ходе работы применялись анатомический и морфологический методы исследования. Опыты проводились в Пархарском и Кулябском районах Таджикской ССР в 1965—1966 гг. Опрыскивание водным раствором (из расчета 800 л/га) гербицидов проводилось через день после посева хлопчатника ручным опрыскивателем «Автомакс» без заделки в почву.

Наблюдения показали, что на делянках, обработанных метурином в дозе 4 кг/га, через 30—35 дней после опрыскивания, когда растение достигло 2—3 пар настоящих листьев, началось пожелтение этих листьев в результате чего погибло до 5—6% растений хлопчатника. Изучение анатомического строения корня и листьев пораженных растений показало, что в структуре корней и стеблей не происходит каких-либо отклонений от нормального строения, а пожелтение и затем гибель растений происходят в результате разрушения хлоропластов в листьях. В остальных случаях примерно через неделю после полива у пожелтевших растений восстановилась их естественная окраска.

У проростков хлопчатника, обработанного котораном в дозе 3—4 кг/га через 8—12 дней после опрыскивания на главном корне появляется масса боковых корней, расположенных на расстоянии 0.5—1 см ниже корневой шейки (рис. 1, *а*). Это происходит благодаря увеличению числа митозов в перицикле. Главные корни опытных растений оказываются короче корней контрольных, у которых к этому времени начинается заложение

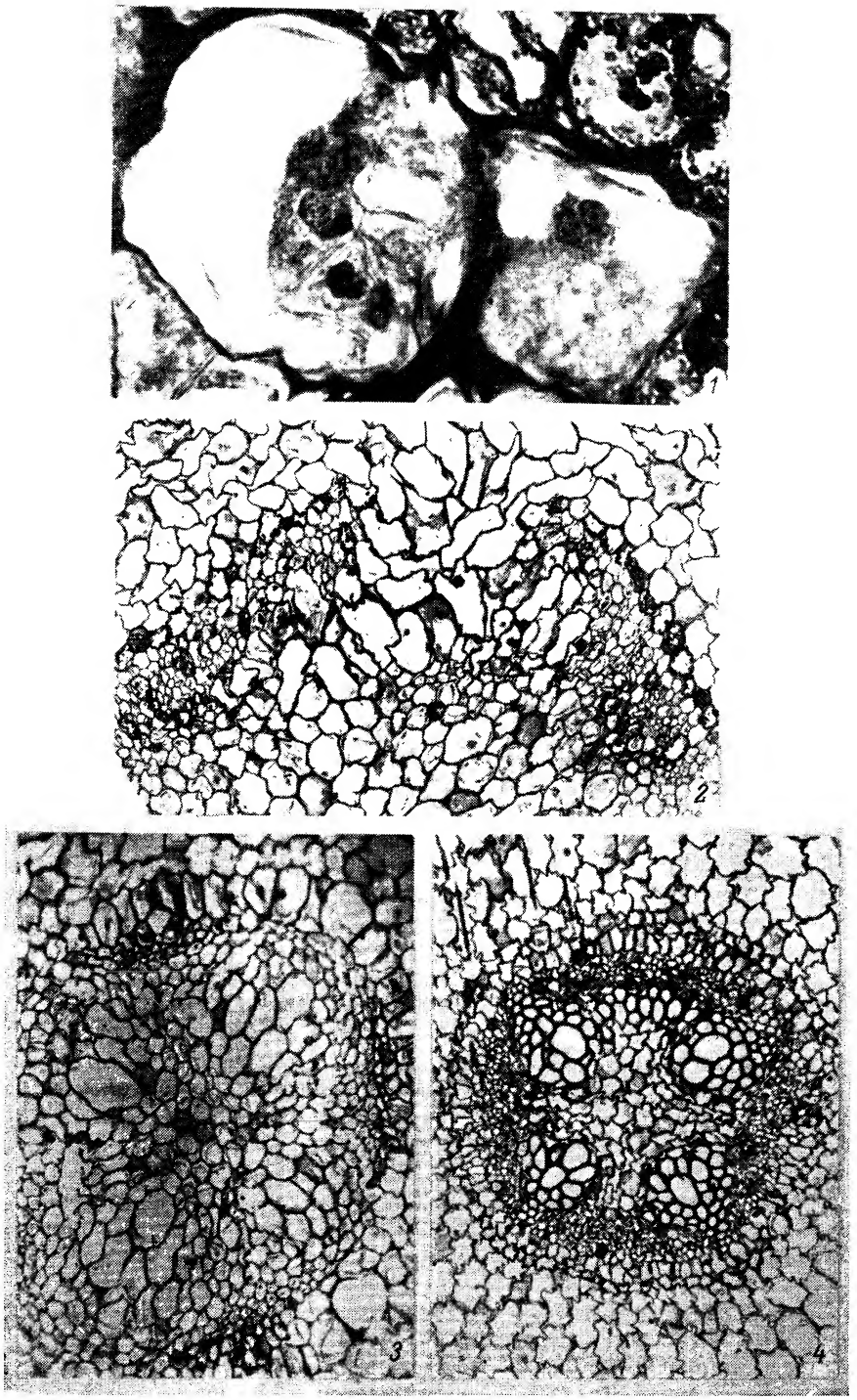


Рис. 2. Поперечные срезы корня 12-дневных проростков хлопчатника, обработанного хлор-ИФК (*1—3*) и контрольного (*4*).

1 — многоядерные клетки перицикла; *2* — поперечный срез около корневой шейки; *3* — гигантские сосуды мета- и протоксилемы; *4* — нормальные сосуды мета- и протоксилемы.

боковых корней (рис. 1, *б*). Хотя пожелтение листьев хлопчатника наблюдается и у контрольных экземпляров, однако оно не сопровождается гибелью растений, и после полива в течение 5—7 дней естественная окраска их листьев восстанавливается. Урожай хлопка-сырца в опыте оказался не меньшим, чем в контроле.

Препарат хлор-ИФК в дозе 10 кг/га уничтожает 60—70%, а в дозах 15—20 кг/га — до 90% однолетних сорняков. Однако высокие дозы этого гербицида вызывали образование мелких уродливых проростков хлопчатника с сильно укороченным и неравномерно утолщенным главным корнем (рис. 1). Высокие дозы хлор-ИФК, подавляя рост корней в длину, вызывали разрастание осевых органов, особенно корневой шейки и корня в толщину, преимущественно за счет зоны растяжения.

Для изучения изменений анатомического строения, вызываемых гербицидом хлор-ИФК, 10—12-дневные проростки хлопчатника, проросшие после опрыскивания (через день после посева), фиксировались в фиксаторе Навашина и с них были сделаны серии поперечных и продольных микротомных срезов корня, корневой шейки и гипокотиля. Препараты окрашивались гематоксилином, по Гейденгайну, с 1%-м раствором сафранина.

Начиная с применения гербицидов в дозировке 15 кг/га и выше в тканях корня — в перицикле, иногда и в эндодерме, образуются клетки с несколькими ядрами (рис. 2, *1*), а точка роста корня преобразуется — гистогены паренхиматизируются. Увеличение количества ядер в клетках происходит в зоне дифференциации и в первую очередь в перицикле, реже — в эндодерме. Размеры этих клеток значительно больше, чем размеры других клеток. Такие крупные многоядерные клетки встречаются не равномерно, а очагами. Часто больше других увеличиваются клетки, находящиеся против проводящих пучков. Задерживается рост главного корня, резко понижается нормальная деятельность перицикла, в результате чего не образуется боковых корней. При дозе 20 кг/га материнские клетки ксилемы сильно разрастаются, в результате чего разрывается кольцо перицикла и эндодермы (*2*). Таким образом, с увеличением дозы хлор-ИФК понижается активная деятельность перицикла, что сопровождается образованием уродливых клеток и ядер. В эндодерме и паренхиме корня также встречаются крупные, с несколькими ядрами клетки. Выше корневой шейки такие клетки встречаются очень редко.

В сосудистой системе также наблюдаются патологические изменения. Появляются гигантские сосуды мета- и протоксилемы (*3*), размеры которых в несколько раз превышают размеры сосудов контрольных растений (*4*), с тонкими оболочками, долго не приобретающими вторичного утолщения.

При высоких дозах хлор-ИФК новообразования клеток не происходит. Следует также отметить, что во всех вышеописанных случаях, в корнях проростков хлопчатника, обработанного хлор-ИФК, не образуется перидерма.

На основании проведенных опытов можно сделать следующие предварительные выводы о действии трех испытывавшихся нами гербицидов.

1. Наиболее безвредным для культуры хлопчатника в южных районах Таджикской ССР оказался которан в дозах 3—3.5 кг/га.

2. Метурин в дозах 3—3.5 кг/га приводит к гибели 5—6% растений хлопчатника, хотя урожай хлопка-сырца и не уступает контролю.

3. Препарат хлор-ИФК эффективен как средство борьбы с сорняками в дозах 15—20 кг/га, но при этом, действуя на корень молодых растений хлопчатника, он останавливает деление клеток, в результате чего подавляется рост культурного растения. У хлопчатника, обработанного метурином и которaном, подобного рода патологичаеских изменений в анатомической структуре корня нами не обнаружено.

ЛИТЕРАТУРА

Калинин Ф. Л., Л. П. Халабуда и др. (1959). Анатомо-физиологические изменения двудольных растений под действием 2,4-Д. В кн.: Физиологические основы повышения продуктивности растений. — Каспирова Т. А. (1959). О природе действия противозлаковых гербицидов на анатомическую структуру устойчивых и чувствительных к ним растений. В сб.: Гербициды в сельском хозяйстве. — Николаевский В. Г. (1962). Анатомические изменения строения аномальных корней, возникшие у кукурузы под действием гербицида 2,4-Д. Укр. бот. журн., 3. — Рубин С. С. и З. М. Грицаенко. (1964). Влияние гербицидов на анатомическое строение вегетативных органов кукурузы. Вестн. с.-х. науки, 11.

(Получено 15 II 1968).

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

УДК 019.941 : 581.526.427 (470)

Г. И. Дохман. Лесостепь европейской части СССР. (К познанию закономерностей природы лесостепи). Изд. «Наука», М., 1968 : 1—267.

A. M. SEMENOVA-TYAN-SHANSKAYA. *G. I. DOCHMÂNN.* THE FOREST-STEPPE OF THE EUROPEAN PART OF THE U. S. S. R. (TO THE STUDY OF THE FUNDAMENTALS OF ITS NATURE). 1968

За последние годы издательством «Наука» выпущен ряд монографий, в которых на основании исследований в Центрально-Черноземном государственном заповеднике рассматриваются с разных позиций взаимоотношения растительности и почвы, т. е. основные компоненты ландшафта европейской лесостепи.

Монография В. Н. Голубева «Экологические особенности травянистых растений и растительных сообществ лесостепи» (1965 г.) посвящена изучению биоморфологической структуры травянистых растений, характеру их вегетации и ритмам цветения. В ней дается также эколого-биологический анализ видового состава основных растительных сообществ лесостепи и затрагиваются вопросы происхождения луговых степей.

Две монографии, вышедшие в 1966 г., — Е. А. Афанасьевой «Черноземы Среднерусской возвышенности» и А. М. Семеновой-Тян-Шанской «Динамика степной растительности (на примере изучения луговых степей и остепненных лугов центральной лесостепи)» подводят итог многолетним стационарным исследованиям по динамике современных почвенных процессов и развития растительности, которые велись обоими авторами в тесном комплексе в течение 8 лет в водораздельных травянистых сообществах и в дубравах Стрелецкого участка Заповедника. Большое внимание в обеих сводках уделено хозяйственному воздействию человека на развитие травянистых сообществ, а также более широким вопросам происхождения лесостепного ландшафта. Обе сводки дополняют друг друга фактическими данными и выводами. К этому перечню следует добавить две монографии Г. М. Зозулина: «Взаимоотношения лесной и травянистой растительности в Центрально-Черноземном заповеднике» (1955 г.) и «Подземные части основных видов растений и ассоциаций Средне-Русской лесостепи в связи с вопросами формирования растительного покрова» (1959 г.), опубликованные в Трудах Центрально-Черноземного гос. заповедника.

В монографии Г. И. Дохман, основанной на материалах, собранных тоже на Стрелецком участке Заповедника, критике и анализу этих сводок уделено много внимания.

В этой монографии, как указывает сам автор, обсуждаются следующие вопросы: 1) сущность „остепненного луга" и луговой степи; 2) основная направленность почвообразовательного процесса под северостепной растительностью и широколиственным лесом в пределах европейской лесостепи; 3) специфика флоры и растительности степей и дубрав Центрально-Черноземного заповедника и всей европейской лесостепи в целом; 4) проявление взаимосвязей растительности и животного населения лесостепи: 5) важнейшие этапы сукцессионного развития растительности северной степи; 6) история формирования лесостепи и сущности ее как ландшафта.

В основе обсуждения этих проблем лежит фактический оригинальный материал. собранный Дохман, и критическая обработка литературы.

Наибольший интерес представляют данные, касающиеся экологических и флористических особенностей травянистых сообществ, а также анализ растительного покрова косимых и некосимых участков Стрелецкой степи, где в течение многих лет работает Дохман. В главах, посвященных этим вопросам, рассматриваются: флористический состав северных степей, географические и генетические элементы их флоры. степень участия видов растений в сложении фитоценозов Стрелецкой степи, соотношения в них степных и лесолуговых видов по классам встречаемости, особенности распределения растений по микро- и нанорельефу, вопросы вертикальной структуры изучаемых травостоев и многие другие. В качестве иллюстраций приведено много таблиц. фотографий, оригинальных графиков и рисунков. Особенно интересны графики, показывающие распределение растений по элементам нано- и микрорельефа, зарисовки

оснований дерновин и крон ковылей, графики, показывающие распределение ковыля — *Stipa pennata* в разных ассоциациях на косимых и некосимых участках. Этот огромный, собранный с большой тщательностью материал составляет фактическое ядро монографии и является весьма ценным.

Вся работа написана очень живо, легко и с интересом читается, поэтому следует приветствовать ее выход в свет. Однако многие дискуссионные разделы книги поражают необъективностью в изложении неугодных автору мнений и игнорированием взглядов и фактов, не подтверждающих его основные положения. Кроме того, в монографии Дохман отсутствуют ссылки на ряд крупных исследований, посвященных развитию ландшафтов и истории лесостепи и степи, без которых в настоящее время нельзя объективно подойти к решению ряда вопросов. Поэтому в своей рецензии я останавливаюсь именно на этих недочетах книги.

В обсуждении первого раздела «О сущности остепненного луга и луговой степи» Г. И. Дохман подвергает резкой критике основные положения ленинградских геоботаников: А. П. Шенникова (1938 г., 1941 г.) и Е. М. Лавренко (1940 г., 1956 г.), выдвинувших идею о зональности травянистой растительности и о постепенном переходе в северном направлении степной растительности в луговую через остепненные луга, к которым указанные авторы относят некоторые участки травянистой растительности на водоразделах Средне-Русской возвышенности (в Стрелецкой и Казацкой степях под Курском), в то время как В. В. Алехин считает их северным вариантом луговых степей, которые на северном пределе своего распространения «упираются в лес».

Г. И. Дохман, придерживаясь такой точки зрения, также отрицает возможность существования на водоразделах лесостепной подзоны травянистых типов растительности, переходных между лугами и степями, и возмущается, что ленинградские геоботаники называют северные варианты луговых степей «остепненными лугами». Одновременно она ставит вопрос об определении понятия «луга и степи как типов растительности» и приводит определение «луга» А. П. Шенниковым (1941 г.) и Т. А. Работновым (1954 г.), считая их неопределенными, по которым нельзя разграничить «луг» и «степь». Своего определения «луга» она не дает, а приводит лишь определение степи.

«Степи — это незаливаемые внепойменные пространства, характеризующиеся континентальным климатом, преимущественно глубоким залеганием грунтовых вод, почвообразовательными процессами черноземного типа; более или менее засухоустойчивой травяно-кустарничковой растительностью весенней и летней вегетации, с более или менее обособленными во времени синузиями; задернованностью почвы, выраженной в той или иной степени; преобладанием флоро-географических элементов с ареалом, не выходящим за пределы лесостепной или степной зон или их фрагментов; соответствующими экологическими типами фауны; определенными процессами взаимодействия между фито- и зоокомпонентами ценозов и факторами почвенной и климатической среды» (стр. 13).

Это определение, по мнению его автора, «приложимо к степям разного типа и является наиболее приемлемым из всех существующих в литературе». Между тем, как нам кажется, оно не дает представления о степном типе растительности, являясь не геоботаническим, а скорее ландшафтным, в то время как определение Лавренко, о котором Дохман совершенно не упоминает (хотя оно широко принято в СССР), основано на признаках самой растительности: «К степям относятся растительные сообщества, состоящие преимущественно из многолетних микротермных ксерофильных (морозо- и засухоустойчивых травяных растений) большею частью дерновинных злаков» (1956 г., стр. 595).

Говоря о различиях между остепненным лугом и луговой степью, Дохман полностью игнорирует основные положения Лавренко о ведущем значении в степях жизненной формы дерновинных злаков, считая «условным отнесение растений к той или иной „жизненной форме", в результате чего «трактовка лесо-луговых элементов, как зонально обусловленных видов растений северной степи, привела к неправильному ее диагностированию и к последующей ошибочной классификации как лугового типа растительности, или особого типа, переходного между лугом и степью» (стр. 97).

Между тем, на основании идей А. П. Шенникова и Е. М. Лавренко, целый ряд авторов — М. С. Шалыт (1950 г.), Г. М. Зозулин, А. М. Семенова-Тян-Шанская и другие — на конкретном материале показали, что на Стрелецком участке Центрально-Черноземного заповедника луговые степи располагаются на самых высоких точках водоразделов и на южных склонах балок; остепненные луга занимают пологие склоны водоразделов и выровненные плакорные участки, а луговые сообщества приурочены к северным склонам, днищам логов, к ложбинам и блюдцам на плакорах. Эти материалы, по существу, подтверждают «правило предварения» В. В. Алехина (1936 г.) и дают представление о распределении основных типов травянистой растительности в подзоне лесостепи.

Критикуя основные положения упомянутых авторов и, особенно, нападая на Шенникова за «попытки обоснования лесо-луговой зоны (основным компонентом которой является луг, в той или иной степени остепненный)», Г. И. Дохман считает, что все они основываются на «крайне недостаточных показателях», «на умозрительных заключениях», «. . . на сопоставлении различных свит растений, среди которых доминирует луговая свита. . ., а отдельные растения, именуемые луговыми, в действительности не являются таковыми. . .» Никаких фактических, конкретных материалов этих авторов Дохман не приводит и не использует, считая, что в критикуемых ею работах «полностью отсутствует объективность».

Совершенно игнорируются автором также все исследования М. С. Шалыта (1950 г.) по изучению подземных органов травянистых сообществ (от настоящих лугов до пустынь)

в которых обосновывается луговой характер распределения подземных органов стрелецких травостоев и зональность травянистых типов. Не упоминая даже в списке использованной литературы замечательные исследования этого автора, Дохман все свои заключения о подземной ярусности в Стрелецкой степи строит на основании данных В. Н. Голубева. Между тем сам Голубев никогда не занимался изучением подземных органов фитоценозов, а изучал лишь глубину проникновения корневых систем отдельных видов, не указывая при этом, в каких конкретных условиях им производились раскопки. Нет в его работе и никаких цифровых материалов по загрузке почвы подземными органами, в то время как у М. С. Шалыта, Г. М. Зозулина, В. В. Герцык, Е. А. Афанасьевой и А. М. Семеновой-Тян-Шанской приводятся многочисленные цифровые данные из конкретных почвенных разрезов, рисунки, диаграммы и графики, показывающие распределение корней по весу и по объему, по почвенному профилю в различных сообществах. Надо отметить, что такое игнорирование со стороны Г. И. Дохман цифрового материала производит странное впечатление. Также непонятным является и то, что ею совершенно не использованы данные по динамике надземной массы стрелецких травостоев и отдельных биологических груш растений, имеющиеся в работах А. М. Семеновой-Тян-Шанской (1960 г., 1966 г.), Н. И. Болотиной с сотрудниками (1960 г., 1965 г.), Д. Рэдулеску-Иван (1965 г.) и Е. А. Афанасьевой (1966 г.).

Возвращаясь в третьем разделе своей монографии, посвященном взаимосвязям животного населения и растительности лесостепи, к характеристике травянистых сообществ этой подзоны, даваемой зоологами, Дохман считает, что таким исследователям, как К. В. Арнольди и М. С. Гиляров, не удалось показать в своих работах специфику этих биоценозов, хотя они совершенно определенно предлагают называть луговые степи «лугостепью», потому что «население беспозвоночных открытых пространств центральной лесостепи не может трактоваться как степное» (Арнольди, 1965 г., стр. 163), так как содержит лишь «некоторое количество степных элементов». Мнение Арнольди и Гилярова о зональности травяных типов растительности приближается к мнению Шенникова: «Мы придаем понятию „лугостепь“ зональное специфическое и качественное отличное от понятий „степь“ и „луг“ значение». «Если быть строгим, то, в сущности, и зону в целом следовало бы назвать „лесолугостепная“», пишет Арнольди, замечающий, что «авторы, защищающие положение о существовании особого типа северных или луговых степей, должны мириться с неопровержимым фактом, что их степи, хотя и оказываются зональными, но не принадлежат к степной зоне» (стр. 164). Так как эти высказывания не соответствуют мнению Дохман, то они не учитываются ею при обзоре современной литературы по луговым степям.

Большое затруднение вызывает также отсутствие в монографии четкого определения автором самого понятия «лесостепь». На страницах 26—27 говорится, что в почвенной литературе лесостепь понимается широко и охватывает подзону серых лесных почв под широколиственными лесами и подзону собственно лесостепи «с определенным сочетанием серых лесных почв и деградированных черноземов с выщелоченными и типичными черноземами под лугово-степной растительностью. . . В геоботанической литературе лесостепь понимается в узком смысле. Она отличается чередованием на водоразделах лесной и степной растительности». Однако какую территорию подразумевает под лесостепью автор, остается неясным, несмотря на очень подробный обзор почвенной литературы и описания широколиственных лесов. Самыми северными лесными массивами в этом описании на Средне-Русской возвышенности являются курские дубравы Центрально-Черноземного заповедника, а самыми южными — «Черный лес» (в Херсонской области), «Шипов лес» и Теллермановский лесной массив. Таким образом, можно предположить, что в понятие лесостепь включена подзона луговых степей с лесными массивами (по Геоботанической карте СССР, 1956, М., 1 : 4 000 000) и часть разнотравно-типчаково-ковыльных степей. Географического обзора травянистой растительности луговых степей и остепненных лугов в работе нет. Основной очень интересный материал, касающийся этих типов растительности, относится в основном лишь к Стрелецкому участку Центрально-Черноземного заповедника. Правда, в работе имеется небольшой раздел «Сравнительная характеристика видового состава северных степей европейской части лесостепи», занимающий 2 стр. (63—64), а на стр. 172 дана сводная таблица, показывающая «. . . участие степных видов растений в сложении растительности различных вариантов луговой степи». Поскольку в европейской части СССР почти все водораздельные степи распаханы, то нет ничего удивительного, что Дохман не приводит более детальных материалов. Но в работе нет и других данных, помогающих понять специфику лесостепной подзоны, например климатических показателей, на основании которых рядом исследователей — В. К. Давыдовым (1944 г.), Н. Н. Ивановым (1948 г.), М. Д. Семеновым-Тян-Шанским (1936 г., 1939 г., 1946 г.) и другими, лесостепь определяется как зона «умеренного увлажнения» или «намечающегося иссушения», в которой дубовые леса и травянистые лугово-степные сообщества являются характерными для водоразделов. Специфика условий увлажнения этой подзоны была подтверждена также расчетами М. И. Будыко и А. О. Дроздова (1953 г.), Я. И. Фельдмана и Л. Н. Чубукова (1956 г.) и другими. Кроме того, в блестящих работах Е. А. Афанасьевой (1962 г., 1964 г., 1966 г.) на основании анализа климатических показателей дана картина колебаний климата в Стрелецкой степи по десятилетиям, определяющая собой характер водного режима стрелецких мощных черноземов, который относится, по А. А. Роде (1952 г., 1956 г.), к периодически промывному типу. Поэтому эти черноземы, в отличие от черноземов степных с непромывным водным режимом, Афанасьева называет лугово-степными. Этим водным режимом, по мнению Семеновой-Тян-Шанской (1966 г.), и объясняется экологическое многообразие флористического состава стрелецких остеп-

ненных лугов и погодичная динамика их травостоев. Однако все эти материалы и выводы не упоминаются в сводке Дохман. Не учитываются ею и другие показатели, имеющиеся в работах физико-географов. Взгляды некоторых из них, например Л. С. Берга (1947 г.), давшего, как известно, наиболее четкое определение лесостепной подзоны, по мнению Г. И., «лишают лесостепь свойственной ей специфики становления и развития, как совокупности зонально обусловленного ландшафта».

В разделе «Этапы становления лесостепи» Дохман дает картину формирования этой зоны в послеледниковое время, считая, что формирование ее завершилось в течение среднего и позднего голоцена. «Степь и лес в лесостепи не являются компонентами, вполне равноценными: для произрастания степной растительности пригодна большая часть местообитаний, в то время как для леса во все времена формирования лесостепи и по настоящее время они ограничены», и поэтому «. . . лес разновременно заселял участки степи». В связи с этим автор книги не соглашается с представлением С. И. Коржинского, Г. И. Танфильева и Берга о лесной экспансии на степные территории в лесостепной подзоне. Особенно резко Дохман возражает всем, кто отстаивает или принимает во внимание влияние антропогенного фактора в формировании современного ландшафта изучаемой ею территории. Не принимает во внимание она и материалы палеогеографов, основанные на данных спорово-пыльцевого анализа. Правда, на стр. 224—225 имеются ссылки на работы Н. И. Пьявченко (1941 г., 1958 г.) (с которыми Г. И. познакомилась после того как рукопись была закончена), но работы М. И. Нейштадта совершенно не используются ею. Между тем в монументальной сводке Нейштадта (1955 г.) дается серия карт распространения основных типов растительности в голоцене на Русской равнине, по которым видно, что вся современная лесостепь европейской части СССР, начиная с середины этого периода, была покрыта лесами, образующими «широколиственнолесную зону», южная граница которых проходила примерно по современной границе луговых и разнотравно-типчаково-ковыльных степей (по «Карте растительности европейской части СССР»). Таким образом, вся территория европейской лесостепи (в понимании Дохман) была сплошь облесена. В позднем голоцене, т. е. к началу нашей эры, существенных сдвигов этой границы не произошло, поэтому Нейштадт и вслед за ним Пьявченко отмечают, что последующее обезлесенье этой территории связано с деятельностью человека. Не учитывать этого нельзя, так же как нельзя, говоря о становлении современного растительного покрова лесостепи и степи, не упоминать высказываний и мнений на этот счет В. И. Талиева (1901—1902 г., 1904 г., 1913 г.) и Н. Ф. Комарова (1951 г.), считавших, что человек сыграл огромную роль в развитии растительного покрова черноземных степей и лесостепи и что «. . . вся послеледниковая история степей — это. . . история отношений между человеком и природой» (Комаров, 1951 г., стр. 8). Игнорирование последней монографии со стороны Дохман особенно странно, так как она являлась редактором посмертной работы Комарова, в которой сведены все археологические и исторические материалы, показывающие воздействие человека на степную растительность в европейской части СССР, известные до 1940 г. После Великой Отечественной войны на европейской части СССР развернулись в огромном масштабе археологические исследования, показавшие, что интенсивное земледельческое освоение лесостепи началось в среднем голоцене, т. е. еще в неолите, и продолжалось затем в течение всего исторического периода. Материалы и сводки по этому вопросу опубликованы крупнейшими историками и археологами, такими как В. А. Арциховский (1955 г.), П. П. Ефименко (1953 г.), Г. Кларк (1953 г.), Б. А. Колчин (1963 г.), П. Д. Либеров (1960 г.), И. И. Ляпушкин (1961 г.), Н. Я. Мерперт (1958 г.), Т. С. Пассек (1949 г., 1961 г.), П. Н. Третьяков и др. Между тем Дохман утверждает, что «. . . самобытность лесостепи оспаривается некоторыми авторами на основании априорно высказанных суждений о вторичности лесостепного ландшафта, сформировавшегося в результате порубок, на месте бывшей здесь зоны сплошных лесов. Имеющиеся археологические и исторические данные не подтверждают этого» (стр. 225). На это можно сделать много замечаний, касающихся того, что следовало бы и тут привести мнение по этому поводу самого Зозулина, которого подразумевает Дохман, для того чтобы доказать, что его выводы не основательны. Тем более, что он нигде не говорит о вторичности лесостепи как зоны, а только лишь о вырубке лесов на этой территории. Что же касается археологических данных, то нужно отметить, что автор рассматриваемой книги, к сожалению, использовала по этому вопросу очень старые работы, опубликованные только до 1915 г., а новейшие сводки, перечисленные выше, остались ей неизвестны, поэтому и приводимые ею в специальном разделе монографии археологические сведения можно считать устаревшими.

Вызывает сожаление также недооценка автором и других материалов, основанных на изучении исторических документов, ставших доступными в послевоенные годы, например планов и материалов Генерального межевания, на основании которых М. А. Цветковым (1950 г.) и Семеновой Тян-Шанской (1957 г.) установлено значительное облесение европейской лесостепи в XVII и XVIII веках. Поэтому заключение Дохман о том, что «представление об антропогенном происхождении лесостепи остается недоказанным», вызывает недоумение, тем более, что все перечисленные материалы говорят не «об антропогенном происхождении лесостепи» как зоны, а лишь об ее большем облесении, об антропогенном воздействии на ее современный ландшафт.

То, что Дохман не дала в своей монографии четкого определения лесостепи как зонального понятия и не уточнила ее границы, привело, как нам кажется, к отсутствию четкости во всей ее работе. Никто из критикуемых ею исследователей нигде не говорит о вторичности всей лесостепной подзоны. Речь идет лишь о взаимоотношениях леса и травянистых типов, т. е. луговых степей и остепненных лугов, при этом ведь никто

не отрицает существования луговых степей, как это можно понять из монографии Дохман. Эти степи являются зональными, но на северной границе своего распространения переходят в остепненные луга. В лесостепной подзоне все эти типы растительности находятся в определенных взаимоотношениях. Однако человек, начиная со среднего голоцена, в результате своей хозяйственной деятельности нарушил эти взаимоотношения. Не учитывать сейчас этого влияния нельзя. Вместе с тем нельзя говорить о специфическом «лесостепном типе растительности», как это делает Голубев. Дохман, доказывая самобытность лесостепи, протестует против утверждения, что лесостепь является «промежуточной полосой», хотя совершенно очевидно, что в глобальном масштабе эта зона является именно промежуточной между лесной, таежной зоной и степными пространствами, и такое ее положение обусловлено в первую очередь солярной зональностью и условиями увлажнения, факторами, которые также не учитывает в своей монографии Дохман.

В заключение следует остановиться еще на двух моментах, поднятых в монографии.

Первое — это вопрос о влиянии заповедного режима на травянистую растительность, и второе — о существовании и образовании черноземов под широколиственными лесами.

Резко критикуя взгляды многих исследователей, начиная с И. К. Пачоского (1917 г.), Дохман пишет, что при абсолютно заповедном режиме использования степной растительности не наблюдается мезофитизации травостоев и что дерновинные злаки, в частности ковыли, наоборот, прекрасно развиваются на некосимых участках. Напомним, что по этому вопросу существует большая литература, показывающая обратное. На основании анализа всех имеющихся материалов видно, что накопление на поверхности почвы при отсутствии покоса на степях и лугах слоя мертвых остатков резко меняет все условия существования, особенно термического режима приземного слоя воздуха и поверхностных слоев почвы (см. работы Д. Ф. Федюнькина, 1952 г., 1953 г.; А. М. Семеновой-Тян-Шанской, 1960 г., 1965 г., 1966 г.; В. Н. Макаревич, 1963 г., И. В. Сырокомской, 1960 г., и др.). Под влиянием накопления мертвых остатков на лугах и в степях меняются видовой состав, структура и динамика заповедных травостоев и ритмика их фенологического развития. Это подтверждается всеми исследователями, в том числе и самой Дохман. Менее четко выяснено влияние мертвых остатков на увлажнение поверхностных слоев почвы. Мнение о том, что они сохраняют влагу, не всегда подтверждается. Как показали исследования Афанасьевой (1966 г.), дело здесь гораздо сложнее, чем казалось вначале, потому что в разные сезоны года меняется значение подстилки как регулятора влаги. Весной мертвые остатки способствуют накоплению влаги, а летом, с одной стороны, тормозят испарение с поверхности почвы, а с другой — задерживают выпадающие осадки. Меняется на участках с разным режимом использования и транспирация растений до и после покоса. Все это требует еще дополнительных стационарных исследований. Однако сопоставление имеющихся данных говорит, что на стрелецких травостоях и на лугах Ленинградской области изменение развития и структуры травостоев при заповедном режиме очень близки, что также нельзя не учитывать. Между тем Дохман совершенно игнорирует в своей сводке сравнение стрелецких травостоев с настоящими лугами, придерживаясь точки зрения В. В. Алехина о том, что эти типы нельзя сравнивать, потому что луга являются антропогенным типом. Для лугов и луговых степей покос, как показали Шенников (1938 г.) и Семенова-Тян-Шанская (1966 г.), является одним из ведущих факторов, без которого в современных условиях эти типы растительности существовать не могут.

Наконец, последний вопрос об образовании под широколиственными лесами черноземов, освещенный в монографии Афанасьевой (1966 г.) на основании многолетних стационарных исследований современных почвенных процессов, вызвал у Дохман недоумение и критику (см. Почвоведение, 5, 1968 г.). Основное ее возражение по этому поводу сводится к тому, что необходимо помнить замечание В. В. Докучаева (1884 г.), что произрастание леса на черноземе еще не может свидетельствовать о том, что этот чернозем образовался под лесам, «а выполнить это», по мнению Г. И. Дохман, «лишь на основании изучения (хотя бы самого совершенного) одних режимов почв не представляется возможным». Подвергая сомнению данные Афанасьевой по накоплению гумуса в черноземных почвах под дубовым лесом, она считает, что Афанасьева недостаточно учитывает возраст изучаемых ею степи и леса и что дубовые леса Заповедника, где проводились почвенные исследования, очень молодые, изреженные и осветленные в результате рубок и «. . .выпаса. . ., способствовавшего сохранению чернозема бывшей здесь степи».

Таким образом, Дохман считает стрелецкую степную растительность более древним типом, чем лес, который в настоящее время захватывает степные участки, поэтому она так резко и возражает против всех материалов, показывающих широкое облесение лесостепи в прошлом.

Все это показывает, насколько трудным является анализ взаимоотношений между всеми компонентами ландшафта лесостепи, где на специфику природных факторов накладывается очень древнее воздействие человека.

К сожалению, в монографии Г. И. Дохман многие вопросы освещены очень субъективно, недостаточно четко, без учета современных научных данных. Это досадное обстоятельство, и вследствие этого монография не отражает истинного положения в изучении природных особенностей лесостепи. Поэтому критические замечания, сделанные

в настоящей рецензии, должны помочь читателям более объективно разобраться в обширной литературе, рассматривающей характерные особенности растительности и почв, такой интересной и сложной подзоны, как лесостепь.

А. М. Семенова-Тян-Шанская.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 26 V 1969).

УДК 019.941 : 581.526.427 (470)

Г. И. Дохман. Лесостепь европейской части СССР. (К познанию закономерностей природы лесостепи). Изд. «Наука», М., 1968 : 1—267.

V. V. PONOMAREVA. *G. I. DOCHMÂNN.* THE FOREST-STEPPE OF THE EUROPEAN PART OF THE U.S.S.R. (TO THE STUDY OF THE FUNDAMENTALS OF ITS NATURE). 1968

Вышедшая из печати монография Г. И. Дохман «Лесостепь европейской части СССР» представляет крупное и интересное исследование о лесостепи. По содержанию она выходит за рамки геоботаники, привлекая внимание представителей многих наук, особенно почвоведов, ландшафтоведов, географов, лесоведов и др.

Проблема лесостепи очень сложна и всегда была одной из самых дискуссионных. При ее изучении возникают целые серии вопросов: почему на одних участках здесь растет лес, а на других степь, могут ли лесные и степные ассоциации меняться местами во времени, какова тенденция развития лесостепного ландшафта в целом — в сторону завоевания степи лесом, или леса степью, или какая-либо иная тенденция, каково влияние этих растительных сообществ на почву: являются ли оподзоленные черноземы и серые лесные почвы результатом деградации степных черноземов после завоевания их лесом, или это первично лесные почвы, и т.п.

Все эти вопросы, включая почвенные, которые органически входят в проблему лесостепи, давно не рассматривались геоботаниками с такой степенью детальности и документации, какие мы находим в книге Дохман. Всё в этой монографии подчинено обоснованию двух главных вопросов проблемы лесостепи: 1) господства степного, а не лугового типа травяных ценозов северной лесостепи; 2) самобытности лесостепи как особого, устойчивого во времени ландшафтного образования, являющегося продуктом специфических физико-географических условий, которые складываются в промежуточной полосе между подзоной широколиственных лесов и зоной степей. В доказательство этого Дохман приводит тщательную геоботаническую документацию, а также почвенные, зоологические, археологические, исторические и другие данные.

На протяжении почти всей книги Дохман неоднократно возвращается к разбору и критике установившегося в геоботанической литературе (Лавренко, 1940 г., 1956 г; Зозулин, 1955 г., 1958 г.; Семенова-Тян-Шанская, 1957 г., 1966 г., и др.) представления об «остепненном луге» как переходной растительной подзоне между зонами леса и степи. Автор показывает необоснованность этих представлений в флористическом, почвенно-гидрологическом, почвенно-генетическом и других отношениях. Участки лесостепи с преобладанием луговой растительности не представляют здесь зонального образования, а находятся либо на месте вырубленных лесов, либо на лесных опушках, либо в поймах рек и т. п. Зональным же типом травяной растительности в лесостепи является, по Дохман, луговая степь, близкая в флористическом отношении и по типу биологического круговорота элементов (Родин и Базилевич, 1965 г.) к типичным степям.

Автор монографии проявила глубокий интерес к почвенным процессам в лесостепи, видимо хорошо понимая, что без этого нельзя понять природу и направление развития данного ландшафта. В почвенном покрове автор ищет ключ к разгадке тайн лесостепи. Ведь недаром В. В. Докучаев считал почвенный покров «зеркалом ландшафта». И действительно, в результате рассмотрения вопроса о структуре почвенного покрова лесостепи Дохман получила убедительное подтверждение своего вывода, что «. . . между подзоной широколиственных лесов с серыми лесными почвами и собственно лесостепью нет промежуточной полосы, в пределах которой могли бы занять соответствующее место луга, сопряженные с луговыми почвами» (стр. 32). Зональным типом почв в лесостепи, пишет далее автор, являются черноземы — выщелоченные и типичные, а также деградированные в определенных условиях рельефа и главным образом под дубравами. Серые лесные почвы представлены в зоне собственно лесостепи ограниченно (Розов, 1939 г.; Тюрин, 1939 г.; Афанасьева, 1947 г., 1948 г., 1958 г., 1966 г., и др.).

Дохман обращает внимание на связь некоторого варьирования почвенного покрова в лесостепи с изменениями рельефа. Однако вслед за некоторыми геоботаниками (Лав-

ренко и Прозоровский, 1939 г., и др.) она повторяет едва ли верное положение, что на равнинах русской лесостепи проявляется в зачаточном состоянии закон вертикальной зональности. Имеется в виду, что причиной тяготения дубрав европейской лесостепи к повышенным формам рельефа является более высокое количество атмосферных осадков над повышениями в соответствии с климатическими закономерностями, имеющими место в горных странах. С этим положением согласиться трудно потому, что перепады высот на равнинах русской лесостепи в большинстве случаев не достигают и одной сотни метров.

Под критическим углом зрения Дохман рассматривает существующие точки зрения на происхождение серых лесных почв. Одна их них, высказанная впервые Докучаевым (1883 г.), а затем поддержанная и развитая И. В. Тюриным (1939), признает самобытность и первичность серых лесных почв как продукта определенных биоклиматических условий, свойственных подзоне широколиственных лесов и лесостепи. Вторая точка зрения, высказанная С. И. Коржинским (1888 г.), во все времена была и остается среди почвоведов господствующей, согласно этой точке зрения считается, что серые лесные почвы представляют продукт деградации и оподзоливания черноземов под лесом, сменившим на данных участках степную растительность.

В результате тщательного анализа литературы Дохман делает вывод о наличии самостоятельной подзоны собственно серых лесных почв под широколиственными лесами и подзоны «черноземно-лесостепной» (или собственно лесостепной), что свидетельствует о значительном расхождении двух направлений почвообразовательного процесса: с одной стороны, об образовании черноземов, с другой — о их оподзоливании или образовании серых лесных почв, хотя между двумя этими процессами и имеется генетическая связь.

Дохман совершенно справедливо указывает на чрезвычайную сложность, противоречивость и неясность трактовки почвоведами происхождения различных подтипов северных черноземов и серых лесных почв, наличие в этих вопросах противоположных точек зрения и другие осложняющие моменты. В последнее время в эту область внедрились некоторые новые тенденции, согласно которым лес не только не оподзоливает чернозем, но может даже усиливать черноземообразование, и, следовательно, черноземы образуются не только под степью, но и под лесом (Зонн, 1949 г., 1954 г., 1955 г., 1956 г.; Гаврилов, 1950 г.; Мина, 1954 г.; Розанова, 1960 г., и др.). Эти тенденции еще больше осложняют проблему лесостепи, лишают ее и тех, все еще шатких точек опоры, которые явились результатом прошлых исследований.

Автор монографии, конечно, не могла пройти мимо этих противоречивых тенденций в одной из важнейших проблем почвоведения. Она пишет, что в таком случае остаются неясными многие вопросы почвообразования в лесостепи, а именно «Каково происхождение серых лесных почв? Если они не представляют стадию оподзоливания черноземов, то сформировались ли они под лесом? Если это так, то на каких исходных почвах поселился лес в лесостепной зоне и какова направленность процессов образования серых лесных почв? Если эти почвы накапливают гумусовые вещества и зольные элементы, то превратятся ли они в условиях нарастания этого процесса в черноземы или в какие-либо другие почвы? Как формируются серые лесные почвы и находятся ли они в преемственной взаимосвязи с темносерыми? В каком направлении изменяется чернозем под лесом, если он не теряет своих „черноземных“ признаков в результате воздействия на него леса?» (стр. 46).

Мы намеренно привели этот длинный перечень вопросов к почвоведам со стороны представителя смежной науки — геоботаники, который свидетельствует, что сами почвоведы, в силу ли привычки или других причин, не замечают неясностей и запутанности некоторых почвенно-генетических вопросов, но они неизбежно встают во весь рост перед представителями смежных наук, когда они хотят привлечь почвоведение на службу комплексного решения сложных вопросов и проблем природоведения.

Автор монографии делает настойчивые попытки выбраться из этого труднопроходимого лабиринта вопросов, и надо сказать, не без успеха. Она делает вывод, что налпчие местами чернозема под лесом есть «консервирование» (лучше было бы сказать — сохранение, поддерживание) под лесом признаков чернозема в данных физикогеографических условиях. Кроме того, она обращает внимание на методические неправильности, допускаемые сторонниками лесного происхождения черноземов при сравнении ими лесных почв со степными. Так, сравниваются почвы лесостепи, находящиеся под лесом, с почвами пашен (Зонн, 1949 г.; Павленко, 1955 г., и др.), а не с почвами целинных степных участков; в качестве эталона лесных почв лесостепи иногда берут почвы под молодыми искусственными посадками леса, лесными полосами (Гаврилов. 1950 г.,; Розанова, 1960 г.) и т. п.

На основании анализа обширной литературы о лесостепных почвах Дохман правильно замечает, что обогащение гумусом верхнего горизонта чернозема, находящегося под дубравой, еще не свидетельствует об отсутствии деградации более нижних его горизонтов. Увеличение содержания обменного Са в верхнем горизонте чернозема под лесом тоже не есть доказательство отсутствия процессов деградации или оподзоливания более нижних горизонтов, которые в это же время могут сильно обедняться кальцием именно потому, что он в слишком больших количествах удерживается в верхнем горизонте (Пономарева, 1962 г.; 1964 г.).

На стр. 47 своей книги Дохман ставит перед почвоведами — сторонниками возможности образования черноземов под лесом, новый ряд вопросов, на которые эти почвоведы едва ли смогут ответить, так как их точка зрения о возможном лесном происхождении некоторых черноземов не имеет серьезного обоснования. Дохман спра-

шивает: «Если гумус способен формироваться под лесом (имеется в виду гумус черноземного типа, — *В. П.*), то почему лес является одновременно фактором их оподзоливания? Если под лесом формируется чернозем, то как доказать, что ныне безлесные участки степей не имеют черноземно-лесного происхождения?», и т. п.

Этот новый ряд вопросов, от которых почвоведы не в праве просто отмахнуться, свидетельствует о неблагополучном, запущенном состоянии некоторых крупных проблем нашей науки. Мы считаем большой заслугой Дохман как представителя смежной с почвоведением науки, что она сумела увидеть и поставить перед почвоведами эти вопросы, исходя из острой необходимости разобраться в генезисе одной из интереснейших и важнейших для жизни людей зон природы, находящейся, можно сказать, в самом центре европейской части СССР.

До сих пор мы рассматривали первую часть монографии Дохман, озаглавленную «Северная степь». Громадный интерес для решения проблемы лесостепи представляет вторая часть монографии, озаглавленная «Дубравы». В ней мы находим описания почти всех известных дубрав лесостепи европейской части СССР, сделанные на основании литературных и отчетных материалов, а также личных исследований.[1] Многие из них публикуются в книге Дохман впервые. На этой части монографии мы считаем необходимым остановиться не менее подробно, так как в сочетании с первой частью она дает возможность наилучшим образом понять закономерности строения и жизни лесостепного ландшафта.

Для познания сущности этого ландшафта очень важно обратить внимание на то, что почти все описания дубрав лесостепи, приведенные в книге Дохман на стр. 175—200, свидетельствуют об их связи с определенными формами рельефа, которые отличаются лучшей дренированностью по сравнению с участками окружающей степи. Следует при этом заметить, что наблюдения Дохман и ее предшественников по вопросам экологии лесостепных дубрав не были заранее нацелены на условия рельефа. Если бы такая задача специально была поставлена перед описателями дубрав, то были бы получены еще более четкие сведения об их топографии.

Тот, кто внимательно просмотрит описания дубрав лесостепи в книге Дохман, тот заметит, что все дубравы европейской части СССР расположены «на приводораздельном склоне», «на высоком правом берегу» какой-либо реки, «на склонах балок», «на сильно пересеченном рельефе» и. т. п., т. е. в более дренированных местообитаниях по сравнению со степными участками.

Приводя между стр. 177 и 178 обобщенную таблицу особенностей водораздельных дубрав лесостепи европейской части СССР, Дохман обращает особенное внимание на привязанность дубрав к тем или иным типам почв, на структуру дубрав и особенности их флористического строения. Рельеф, к сожалению, не привлек особого внимания автора. Дохман отмечает, что к серым и темносерым почвам привязано 50% дубрав, к светлосерым 6%, к черноземам оподзоленным 25% (остальные 18% дубрав охарактеризованы неясно, возможно с опечаткой). В итоге автор делает следующее заключение: «Обзор степени проявления ярусности дубрав по зонам свидетельствует о том, что наиболее сложна ярусность дубрав подзоны широколиственных лесов, произрастающих в оптимальных условиях (к этому нужно было бы добавить — для дубрав, — *В. П.*). В пределах собственно лесостепи климатические и эдафические условия менее благоприятствуют развитию многоярусных типов дубрав. . . Особенно своеобразны дубравы Центрально-Черноземного заповедника — Стрелецкие, Казацкая и некоторые другие, сходные с ними. Здесь отмечается односоставность древесных пород, простота структуры, бедность дубравными элементами, отсутствие подлеска, часто такого характерного спутника дубрав, как лещина» (стр. 203—204).

Причиной этого автор считает молодость таких дубрав, не соглашаясь с мнением Г. М. Зозулина (1951 г.), который объясняет это вторичными зоо-антропогенными влияниями — выпасом скота, частыми порубками и пр. Развивая свою точку зрения, Дохман пишет: «Простота структуры дубрав заповедника является не вторичной, а первичной и обусловлена: 1) относительной молодостью дубрав, 2) невозможностью полной реализации свойственной им структуры на черноземных почвах, не поддающихся оподзоливанию или крайне замедленно оподзоливающихся . . . Простое сложение дубрав Центрально-Черноземного заповедника обусловлено, таким образом, историческими, эдафическими и отчасти климатическими факторами» (стр. 210).

По этому вопросу можно выразить несогласие с Дохман в следующем пункте. На страницах ее монографии очень часто встречается мысль, что настоящие дубравы сложной многоярусной структуры не могут развиваться на черноземах и вообще на почвах, слабо поддающихся оподзоливанию. Верная в своей основе, эта мысль должна быть поставлена с головы на ноги. Связь многоярусных дубрав с серыми лесными почвами объясняется не тем, что такие дубравы лучше формируются на оподзоленных почвах (а откуда берутся эти почвы, что их подготовило для дубрав?). Напротив, сами эти сложные дубравы формируют серые лесные почвы в определенных экологических условиях. К этому вопросу мы вернемся ниже.

По нашему мнению, для познания сущности лесостепи особенно важными, ключевыми являются два вопроса из серии тех, которые исследованы и обсуждены в книге Дохман.

В о п р о с. 1. О причинах простой флористической структуры дубрав лесостепи, особенно в тех случаях, когда они непосредственно граничат с участками черноземной

[1] К большому сожалению, описания дубрав даются в книге Дохман в сокращенном виде.

степи и слабо отличаются от них по занимаемым формам рельефа и состава почвообразующих пород. Как говорилось выше, Дохман приводит по этому вопросу две точки зрения: собственную, в основе которой лежат соображения о молодости таких дубрав, и точку зрения Зозулина, который придает большое значение влиянию на дубравы антропогенного фактора.

Мы считаем возможным выдвинуть третью точку зрения на этот вопрос, неразвитые элементы которой имеются в книге Дохман. Для каждого типа растительных ассоциаций несомненно существуют оптимальные условия обитания и экстремные условия на краевых позициях их географического ареала. На территории европейской части СССР сложность структуры лесных растительных сообществ уменьшается не только к северу, но и к югу от определенного климатического оптимума. Высшего выражения сложность дубрав достигает в подзоне широколиственных лесов. При переходе же в лесостепь, где господствующим типом растительности становится северная луговая степь, структура дубрав, закрепившихся здесь на отдельных участках, упрощается, что следует рассматривать как следствие приближения дубрав к экстремным для них физикогеографическим условиям.

Что экстремные условия для лесных растительных сообществ существуют не только к северу, но и к югу от полосы распространения сплошных лесов, — совершенно естественно. В приложении к дубравам это хорошо выражено, например, А. Н. Красновым (1891 г.): «Тип широколиственных лесов и характер распределения в них растительных форм с замечательным постоянством повторяется во всех средних частях губернии (речь идет о бывш. Полтавской губернии, — *В. П.*). . . Везде он беднеет формами и становится менее характерным по направлению к черноземным участкам; напротив, к высокому берегу ограничивающей его реки (Днепр, — *В. П.*) он достигает наибольшей полноты форм» (стр. 421). В описаниях других дубрав лесостепи имеются аналогичные выводы и наблюдения.

В пределах лесостепной полосы варьирование степени сложности дубрав в общем не имеет связи с их широтным положением внутри зоны. На первый план по влиянию на структуру дубрав здесь выступают геологические факторы — рельеф и состав почвообразующих пород. Именно поэтому нередко более сложные дубравы, например «Лес на Ворскле», «Тростянецкий лес» и т. п., занимают в пределах лесостепи более южное положение, чем более простые дубравы, например дубравы Стрелецкого участка Центрально-Черноземного заповедника.

В связи с этим рассмотрим столь осложняющий проблему лесостепи вопрос о возможности образования чернозема под лесом. Напомним, что Докучаев (1883 г., 1884 г.) относился к этой возможности отрицательно, говоря, что наличие леса на черноземе еще не является доказательством его способности образовать чернозем. Действительно, при виде, например, сосны, растущей на сфагновом болоте, еще нельзя сделать вывода о способности сосны образовывать болота.

Дубравы простой структуры, занимающие в лесостепи места, очень близкие по экологическим условиям к соседним участкам луговой степи, как например дубравы Стрелецкого участка Центрально-Черноземного заповедника, близки к ассоциациям луговой степи во многих отношениях, в частности по типу биологического круговорота элементов (Афанасьева, 1966 г.), а следовательно и по характеру влияния на почву. Об этом свидетельствуют низкорослость, разреженность, порослевый характер этих дубрав, стоящих, образно говоря, «по пояс в траве», слабое семенное возобновление дуба и близость флористического состава обширных полян среди дубрав к составу луговой степи. Достаточно сказать, что по продуктивности сенокосов разреженные сильно травянистые дубравы Стрелецкого участка заповедника нередко превосходят продуктивность открытых участков степи (Краснитский, 1968 г.). Поэтому лесостепные дубравы типа Дубровшины, Дедова, Казацкого леса и не могут оказывать существенного деградирующего или оподзоливающего действия на чернозем. Почвообразовательный процесс под ними очень близок к тому, который протекает на соседних участках луговой степи (Пономарева, Николаева, 1965 г.; Афанасьева, 1966 г.). При некоторых отличиях от последнего он не выводит почву из подтипа выщелоченных или слабодеградированных черноземов, вероятно, потому, что влияние на почву густого и обильного по корневой и надземной массе травяного покрова таких дубрав перекрывает очень слабое «лесное» влияние разреженного и низкорослого древесного яруса листопадного типа.

В о п р о с 2. О причинах связи дубрав лесостепи с более дренированными по сравнению с участками степи формами рельефа: высокими правобережьями рек, склонами приводораздельных возвышенностей, балок, логов и т. п. Все эти формы рельефа сложены, как правило, более легкими, хорошо водопроницаемыми породами, что в целом характеризует местообитания дубрав лесостепи как более элювиальные, т. е. сильнее промывающиеся атмосферными осадками, чем участки степи. Эта ясная и, вероятно, непременная связь дубрав лесостепи с определенными топографическими и литологическими условиями проявляется на элементах не только макро-, но и микрорельефа, например в местоположениях полян среди разреженных дубрав. Дохман пишет, что поляны (естественные) приурочены здесь к более выровненным и несколько выпуклым участкам в пределах расчлененного рельефа, занимаемого дубравой в целом.

Этот второй вопрос представляет часть крупного биогеоценологического вопроса, который был поднят и рассмотрен нами в разных вариантах в ряде докладов и публикаций (Пономарева, 1964 г., 1965 г., 1966 г., 1968 г.). Как известно, главной географической закономерностью распределения лесов на Земле является их связь с влажным климатом. Причиной этого считается высокая потребность древесных пород в воде.

По нашему мнению, выведенному из длительного изучения лесных почв, это объяснение недостаточно и не отражает существа указанной природной закономерности. Следует учитывать, что высокое атмосферное увлажеиение оказывает на растения двоякое действие: хорошо обеспечивая их водой, оно влечет за собой другое весьма важное экологическое следствие — сильное вымывание из земной среды обитания растений элементов их зольной и азотной пищи, к чему растения в период длительного филогенеза должны были приспособиться и что мы считаем определяющим в географии лесов. В сильно выраженных элювиальных (промывных) условиях могут успешно жить только леса — эти многолетние растительные сообщества с громадной, постоянно живой, нередко вечнозеленой надземной биомассой, в которой удерживаются от вымывания захваченные из земной среды обитания элементы-органогены.

Сущность нашей точки зрения на причину связи лесов с влажным климатом должна быть понятной из сопоставления следующих схем. Согласно существующим представлениям, причина связи лесов с влажным климатом укладывается в простую функциональную схему: влажный климат → лес как влаголюбивый тип растительных сообществ. По нашему мнению, эта функциональная зависимость имеет более сложный, опосредованный характер: влажный климат (а также склоновые — горно-склоновые, овражно-склоновые и т. п. формы рельефа) → сильно выраженные элювиальные условия, создающие постоянную потенциальную возможность выноса водой элементов-органогенов из среды обитания растений → лес как элювиальноустойчивый тип растительных сообществ. Леса связаны с влажным климатом прежде всего потому, что они приспособлены к отрицательному влиянию влажного климата на пищевой режим растений. В почвенно-экологическом (как и географическом) отношении леса стоят на противоположном полюсе по сравнению с солеустойчивыми растениями.

Если мы перейдем на эту более правильную точку зрения по вопросам экологии лесов, нам станут ясными многие трудные или спорные вопросы проблемы лесостепи, в частности причины связи дубрав лесостепи с более расчлененными, лучше дренированными, следовательно, более элювиальными, экологически более «лесными» местами обитаний. Их отнюдь нельзя считать более влагообеспеченными, чем окружающие участки луговой степи. В самом деле, высокие нагорные дубравы типа «Лес на Ворскле» должны быть не лучше обеспеченными водой, чем окружающие черноземные равнины и левобережная пойма, поскольку атмосферные осадки, особенно ливневого характера, частично скатываются с повышений и склонов на равнины. Весьма показательно, что в балках и логах дубравы располагаются на склонах — это потому, что со склонов происходит энергичный сток воды и вымывание элементов-органогенов. На склонах глубоких логов и лощин (например, Толстого лога, Темной лощины в Центрально-Черноземном заповеднике) «лесные» признаки дубрав лучше выражены, чем на мелко-эрозионных формах рельефа.

Осмысливая содержание монографии Дохман в свете выраженной выше новой точки зрения на экологию и географию лесов, мы приходим к следующим выводам о «сущности лесостепи».

Зона лесостепи в смысле соответствия ее макроклиматических условий степным или лесным (дубравным) ассоциациям растений подобна коромыслу весов, находящемуся в состоянии, очень близком к равновесию или колеблющемуся около него. Степень отклонения от состояния равновесия зависит от местных топографических и литологических условий Малейшие изменения их в одну или другую сторону склоняют чашу весов в пользу экологического соответствия данного участка степным или же дубравным растительным ассоциациям. Так, более дренированные возвышенные или склоновые участки лесостепной зоны представляют локальные инверсии к югу тех экологических условий, которые свойственны подзоне широколиственных лесов, почему они и находятся среди луговой степи под лесом.

Сдвиги в «лесном» направлении экологических условий на разных участках лесостепи выражены неодинаково: в зависимости от степени расчлененности рельефа и состава почвообразующих пород здесь встречаются то менее, то более подходящие условия для дубрав, в связи с чем варьирует сложность их фитоценотической структуры, а отсюда и почвенный покров лесостепи в целом. В условиях, близких к тем, какие характерны для подзоны широколиственных лесов, в лесостепи встречаются настоящие дубравы сложной многоярусной структуры и под ними, как в подзоне широколиственных лесов, образуются серые лесные почвы. Это прежде всего высокие, отлично дренированные нагорные дубравы. Трудно представить, что они были когда-нибудь под степью и что эти высокие дубравные местообитания были когда-нибудь покрыты черноземом. Мы считаем, что серые лесные почвы в подавляющем большинстве случаев не были черноземами, а являются самобытными первично лесными.

Другие облесенные участки лесостепи, близкие по топографическим и литологическим условиям к соседним участкам луговой степи, представляют дубравы экстремного типа, с обильным лесным широкотравьем и обширными остепненными полянами. Естественно, что под такими дубравами черноземы мало отличаются от черноземов соседних участков луговой степи. Но можем ли мы на этом основании делать заключение, что лес способен образовать чернозем? Полагаем, что нет, так как подобные дубравы очень далеки в эколого-фитоценотическом отношении от типично лесных ассоциаций и близки (например, в биогеохимическом, т. е. почвообразующем отношении) к северным луговым степям.

Весьма вероятно, что дубравы простой структуры на черноземах типа дубрав Стрелецкого участка Центрально-Черноземного заповедника были в прошлом вместе с прилегающими участками степи единым степным массивом, но со временем отдельные

участки степи подверглись суффозионно-эрозионному расчленению. По местам расчленения рельефа и «пошел» по степи порослевый дубовый лес (вслед за развитием элювиальных условий, а не просто за водой). Обширные поляны среди таких дубрав, вероятно, являются сохранившимися микроучастками степи, которые в силу особенностей их рельефа (они представляют как бы микроводоразделы между логами и лощинами) избежали залесения. Характерной особенностью дубрав по черноземной степи является их обильная травянистость, что исключает оподзоливание под ними черноземов. Последнее возможно (?) лишь на склонах глубоких логов под более типичными дубравами.

Поскольку дубравы занимают в лесостепи определенные, более дренированные места обитаний, то едва ли можно говорить о «борьбе леса и степи» в лесостепной полосе, — каждый из этих компонентов занимает в данном ландшафте свои особые места обитаний. И вопрос о том, могут ли ассоциации степи и дубрав меняться местами во времени, должен решаться по крайней мере наполовину отрицательно. Участки степи без особых изменений внешних условий не могут надвигаться на сильно расчлененные, неподходящие для степи участки дубрав и со временем полностью вытеснять их. Дубравы же, по-видимому, могут со временем занимать отдельные участки степи, если они будут расчленены процессами суффозии и водной эрозии и это сдвинет их экологические условия в «лесную» сторону.

Иногда научный вывод находит лучшую формулировку в негативной форме. Такое краткое негативное определение мы бы дали сущности лесостепи: на идеально равнинном континенте, сложенном однородными суглинистыми породами, и при отсутствии суффозионно-эрозионных процессов не было бы зоны лесостепи. На месте ее, вероятно, простиралась бы неширокой полосой (более узкой, чем сейчас) сплошная северная степь. В отсутствие участков дубрав с их особым фитоклиматом, влияющим на макроклимат зоны, и особым флористическим составом травяного яруса северная степь, вероятно, была бы более бедной по флористическому составу, менее луговой, более степной. Это однообразие привело бы к понижению биологической продуктивности ландшафта в целом и лишило бы его тех особых положительных влияний на жизнь растений, животных и человека, которыми обладает сейчас русская лесостепь.

Сознательно или интуитивно человек всегда стремился воспроизвести (или сохранить) в своих культурных сельскохозяйственных ландшафтах черты лесостепи как наиболее оптимальные для жизни (насаждением лесных полос, рощь, парков, садов и т. п.).

В. В. Пономарева.

Центральный музей почвоведения
им. В. В. Докучаева,
Ленинград.

(Получено 4 IX 1969).

ИСТОРИЯ НАУКИ

УДК 006.22 : 58 (477—20)

А. И. Барбарич

КИЕВСКОЕ ОБЩЕСТВО ЕСТЕСТВОИСПЫТАТЕЛЕЙ И ЕГО РОЛЬ В РАЗВИТИИ БОТАНИКИ (К 100-ЛЕТИЮ СО ДНЯ ОРГАНИЗАЦИИ, 1869—1969)

С 1 рисунком

A. I. BARBARICH. THE KIEV SOCIETY OF NATURALISTS AND ITS ROLE IN THE DEVELOPMENT OF BOTANY (FOR THE CENTENARY OF THE FOUNDATION OF THE SOCIETY, 1869—1969)

Возникновение в нашей стране обществ естествоиспытателей тесно связано с постановлениями Первого съезда русских натуралистов (Петербург, 1867 г.). На этом съезде было решено обратиться с просьбой к Министерству народного просвещения об организации обществ естествоиспытателей при всех русских университетах. Разрешение на открытие обществ было вскоре получено и, кроме того, ассигнованы средства для государственных субсидий обществам в размере 2500 руб. на каждое общество ежегодно.

15 февраля 1869 г. инициативная группа преподавателей Киевского университета в составе 22 членов-учредителей (М. П. Авенариус, П. П. Алексеев, В. А. Бец, И. Г. Борщов, А. П. Вальтер, Я. Я. Вальц, Л. К. Горецкий, Х. Я. Гюббеннет, В. И. Дыбковский, В. И. Зайончевский, Т. И. Лоначевский-Петруняка, Э. Х. Мандельштам, Ю. И. Мацон, О. М. Паульсон, В. Т. Покровский, И. И. Рахманинов, А. С. Рогович, В. Б. Томса, С. М. Ходецкий, И. В. Чешихин, Г. А. Чугаевич, К. М. Феофилактов) собралась на организационное собрание, на котором было возбуждено ходатайство перед вышестоящими инстанциями об открытии Киевского общества естествоиспытателей. 28 февраля того же года Общество было утверждено.

Общество ставило перед собой следующие задачи.

1. Всестороннее естественноисторическое исследование главным образом местного (юго-западного) края.

2. Издание «Записок Киевского общества естествоиспытателей» для публикации протоколов заседаний Общества и научных работ.

3. Организация публичных чтений по естественным наукам и математике.

4. Помощь населению по практическим сельскохозяйственным вопросам.

Первое организационное заседание состоялось 29 марта 1869 г. На нем были избраны должностные лица Общества: президент И. Г. Борщов, вице-президент Я. Я. Вальц, секретарь О. М. Паульсон, казначей В. А. Бец.

До конца 1869 г. состоялось еще четыре заседания (10 IV, 18 X, 15 XI, 13 XII), на которых обсуждались научные сообщения, организационные вопросы, избирались новые члены Общества. К 1 января 1870 г. число членов Общества возросло до 50, в конце первого пятилетия оно достигло 106. В работе Общества принимали участие профессора, доценты и лаборанты Киевского университета, а также преподаватели киевских гимназий.

Общество объединяло представителей разных отраслей естественных наук, а также математиков.

Естествоиспытатели того времени, при тогдашнем уровне развития науки, были специалистами широкого профиля. Поэтому дробить Общество на отделы не было надобности. Отделы были созданы значительно позже — в 20-х годах XX ст.

Киевское общество естествоиспытателей просуществовало 60 лет — с 1869 по 1929 г. Научная жизнь Общества все это время не прекращалась, чтение докладов происходило без перерыва, но в издании печатного органа Общества был перерыв. С 1870 по 1917 г. вышло в свет 26 томов «Записок Киевского общества естествоиспыта-

телей».[1] Первый выпуск 27 тома вышел только в 1926 г. на украинском языке, уже под названием «Записки Київського товариства природознавців»; выпуск второй этого тома вышел в 1927 г., третий — в 1928 г., четвертый — в 1929 г. Каждый том «Записок» состоял большей частью из четырех выпусков. Тираж колебался от 450 до 700 экземпляров. Такой тираж давал возможность Обществу вести обмен изданиями с другими научными обществами, учреждениями и редакциями научных журналов. Обмен изданиями был довольно обширный, так, например, в 1902 г. комплект «Записок» был разослан в пределах Русского государства 269 научным учреждениям и за рубежом 318 учреждениям (в Европе — 227, Америке — 72, Азии — 9, Австралии — 7, в Африке — 3). Путем обмена изданиями была создана библиотека Общества, которой пользовалось значительное количество граждан Киева.

Деятельность Общества в помощь сельскому хозяйству можно охарактеризовать такими примерами. Для расширения шелководства в губерниях Киевского учебного округа Общество организовало в Ботаническом саду Киевского университета в 1870 г. питомник шелковиц с раздачей саженцев бесплатно ученикам школ. Следы этого мероприятия ощутимы по сей день.

Число членов Общества из года в год продолжало увеличиваться. Наиболее высоким оно было в 1909 г. — 269 (из них почетных — 21, действительных — 239, членов-соревнователей — 9). Число членов-соревнователей стало быстро расти в послереволюционные годы: 35 в 1927 г. (всего 178), 75 в 1928 г. (всего 229), 100 в 1929 г. (всего 254).

Как уже упоминалось выше, первым президентом Киевского общества естествоиспытателей был избран в 1869 г. И. Г. Борщов. В последние годы (1926—1929) председателем Общества был И. И. Шмальгаузен, а непременными членами: Н. Г. Холодный (от ботанического отдела), М. М. Воскобойников (от зоологического отдела) и В. Н. Чирвинский (от геологического отдела). Длительное время (1882—1896) председателем Общества был К. М. Феофилактов.

Киевское общество естествоиспытателей, как было сказано, имело 2500 рублей в год государственной субсидии, Эти средства шли на издательские расходы, на проведение научных исследований, экскурсий (см. карты районов исследований). Распределение денежных средств утверждалось путем тайного голосования. Приведем несколько примеров, показывающих, что на экскурсионные исследования Общество расходовало значительные по тем временам суммы.

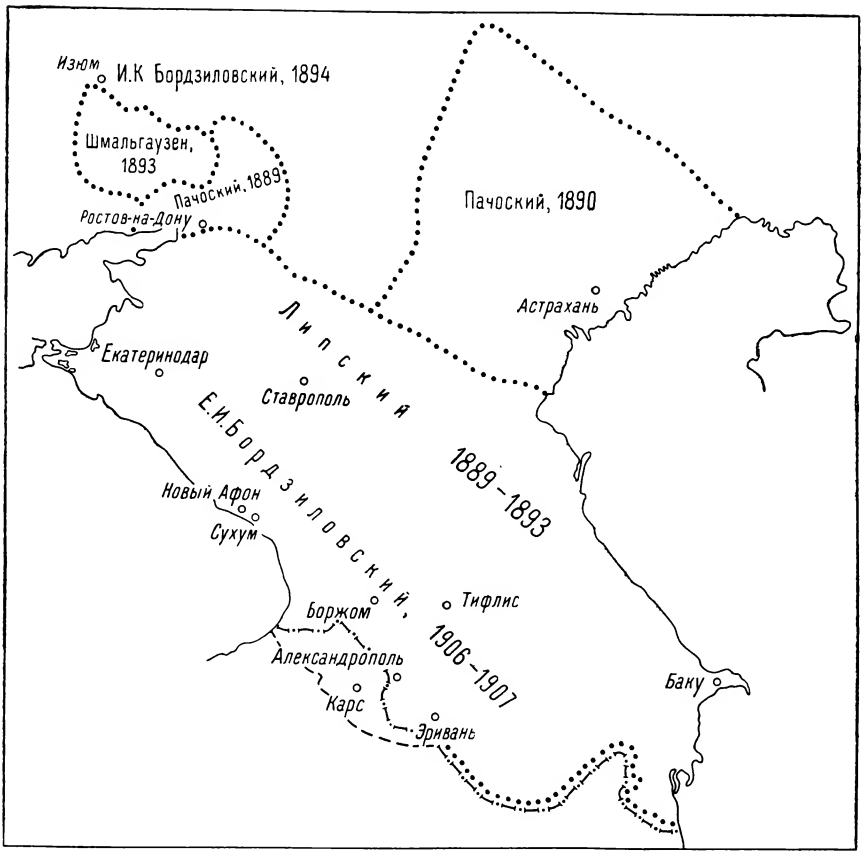
А. С. Роговичу было отпущено 400 руб. (1870 г.) на ботанические и геологические исследования берегов Днепра от Киева до Херсона, И. Ф. Шмальгаузену — 250 руб. (1882 г.) и 200 руб. (1883 г.) на флористическое изучение Подолии. Но в 1889 г. он уже сам внес 200 руб. в кассу Общества на флористические исследования. В. Монтрезор проводил исследования на свои средства. К Обществу он обращался лишь с просьбой исходатайствовать ему разрешение на проведение экскурсий. И. К. Пачоскому отпущено 300 руб. (1888 г.) на исследование флоры Херсонской губернии, 250 руб. (1889 г.) на исследование низовьев Дуная и Дона, 250 руб. (1890 г.) на исследование Астраханской губернии, 250 руб. (1891 г.) на исследование Таврической губернии, 200 руб. (1892 г.), 250 руб. (1893 г.) на исследование Полесья (украинского и белорусского). В. И. Липскому 100 руб. (1888 г.) на исследование флоры Бессарабии, 250 руб. (1890 г.), 100 руб. (1892 г.), 200 руб. (1893 г.) на исследование Кавказа. И. К. Бордзиловскому 75 руб. (1888 г.) на проведение исследований в южной части Минской губернии. Н. В. Цингеру 100 руб. (1897 г.) на исследование Полтавской губернии, деньги на экскурсию внесены лицом, пожелавшим остаться неизвестным.

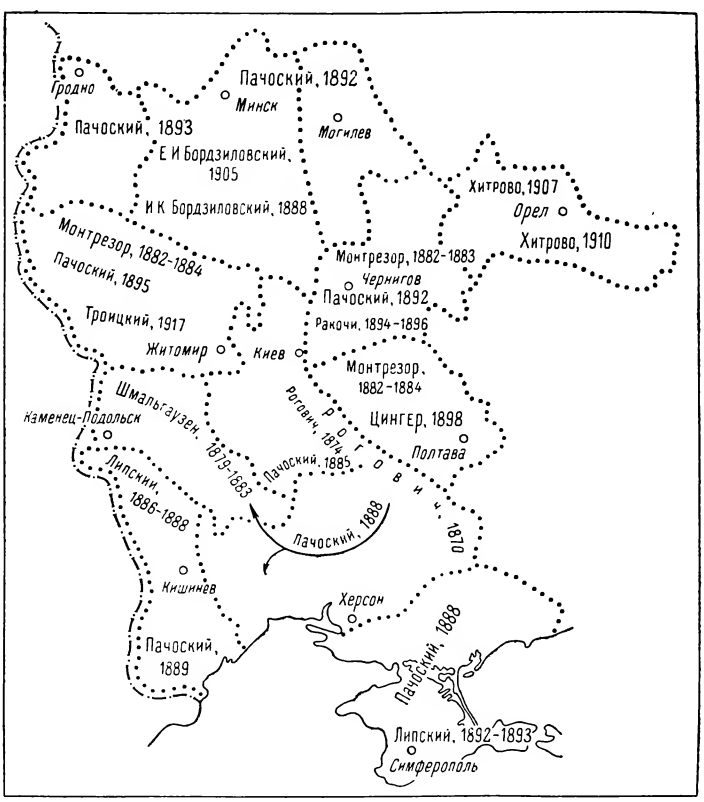
Остановимся на работе в области ботаники. Флора цветковых растений губерний Киевского учебного округа (Волынской, Киевской, Черниговской, Подольской и Полтавской) ко времени основания Общества была уже более или менее известна благодаря трудам В. Г. Бессера, А. Л. Андржиевского, А. С. Роговича и др. Поэтому деятельность Общества направилась прежде всего на изучение низших растений. Еще до организации Общества и в первые годы его существования широко развернул работу по изучению споровых растений на Украине первый председатель Общества И. Г. Борщов. В опубликованном исследовании о грибах Черниговской губернии (1868) он перечислил 173 вида. В первом томе «Записок» (1870) Борщов опубликовал две альгологические работы: «Материалы для флоры водорослей Черниговской губернии», в которой дан список 60 видов водорослей, и «Новые виды одноклетных водорослей из окрестностей Киева», где было описано четыре вида.

В 1870 г. по поручению Общества студенты Л. А. Ришави, И. Плутенко и Тимофеев, а в 1871 г. они же и еще Курбанов и Машинский изучали альгофлору на территории Киевского учебного округа. Уже в 1870 г. на заседании Общества Ришави сделал доклад о водорослях Киевской губернии, а Плутенко — о водорослях Полтавской губернии. Изучением водорослей окрестностей Киева занимался также профессор университета Я. Я. Вальц.

В деятельности А. С. Роговича, члена-учредителя Общества, после выхода его на пенсию начался новый период. Постановлением от 7 II 1870 Роговичу было поручено проведение ботанических, геологических и палеонтологических исследований берегов Днепра от Киева до Херсона. В результате поездки была собрана богатая коллекция ископаемых остатков животных и растений и небольшие коллекции горных пород. Обработав материалы, Рогович выступил в 1872 г. на заседаниях Общества с рядом докладов на геологические и палеонтологические темы. Летом 1874 г. (с апреля

[1] Ниже для краткости — «Записки».





Районы флористических и ботанических исследований, осуществленных членами Киевского общества естествоиспытателей. На карте указаны фамилии исследователей, годы и границы проведенных исследований. Административное деление конца XIX века.

по август) Рогович был командирован Обществом для проведения исследований отложений бурого угля в Киевской губернии. Осенью того же года он сделал доклад о результатах поездки. Бурый уголь Рогович изучал в Киевском, Каневском, Звенигородском и Чигиринском уездах — от с. Старые Петровцы возле Киева до северных уездов Херсонской губернии. Исследованиями Роговича установлено, что бурый уголь состоит главным образом из хвойных деревьев, между которыми довольно много янтарного дерева *Pityoxylon succiniferum* Kraus. Для нужд сахарных заводов еще в то время шли разработки бурого угля возле с. Журавки (теперь Златопольского района Кировоградской области). Местонахождения янтаря обнаружены в окрестностях Киева, возле с. Старые Петровцы, между Межигорьем и Вышгородом. В 1875 г. Рогович был командирован для исследований отложений бурого угля и обнажения в районе строящейся Фастовской железной дороги.

А. С. Роговича можно считать одним из первых исследователей ископаемой третичной флоры на Украине. Его палеоботанические исследования относятся к началу 70-х годов XIX ст. Но опубликовать он успел лишь две статьи с перечнем названий ископаемых растений (1875): «О первобытном местонахождении янтаря около Киева» и «Исследование формации бурого угля Киевской губернии». Рогович описал два ископаемых вида — *Ficus giebeli* Rog. и *Abies carbonaria* Rog., найденных в отложениях Киевской спондиловой глины. Начатую Роговичем очень интересную работу продолжал И. Ф. Шмальгаузен. Он закончил и обработку материалов, собранных Роговичем (Шмальгаузен «О третичной флоре юго-западной России». Одесса, «Протокол VII съезда русских естествоиспытателей и врачей. Секция ботаники», 1883, стр. 1—2).

А. С. Рогович является также основоположником украинской ботанической номенклатуры. В «Записках Юго-западного отдела Русского географического общества» (1873, т. I) он опубликовал «Опыт словаря народных названий растений юго-западной России с некоторыми поверьями и рассказами о них», в котором приведено 772 названия как дикорастущих, так и культивируемых растений. В собирании ботанического номенклатурного материала из народных уст принимали участие также профессор Киевского университета М. А. Максимович, профессор Харьковского университета В. М. Черняев и некоторые другие.

Материалы, собранные ими, также были использованы Роговичем.

Многое сделал для развития флористических исследований на Украине профессор Киевского университета И. Ф. Шмальгаузен. В Киев он приехал из Петербурга в 1879 г. и сразу же активно включился в работу Общества. Флористические исследования он проводил в лесостепных и степных районах Украины, отчасти на Левобережном Полесье. Кроме своих материалов, Шмальгаузен обработал все университетские гербарии, собранные до него (Бессера, Тышецкого, Годе, Роговича), а также сборы Н. Я. Акинфиева из Екатеринославской губернии, отчасти сборы И. К. Пачоского, В. И. Липского и некоторых других флористов. Им же использованы также работы по флоре Украины, опубликованные ранее. Результатом всей этой работы явился труд «Флора юго-западной России, т. е. губерний: Киевской, Волынской, Подольской, Полтавской, Черниговской и смежных мест», опубликованный в 1886 г. Эта книга была почти полным на то время сводом сведений по флоре Украины и некоторых сопредельных территорий, простирающихся на север до Литвы, на восток до бассейна Дона, на юг до Черного моря, на юго-запад до Бессарабии. Опубликование этого труда было выдающимся событием, он был первым отечественным пособием для определения растений Украины. В переработанном и расширенном виде этот труд вышел в свет под названием «Флора Средней и Южной России, Крыма и Северного Кавказа» в двух томах (1895—1897).

В «Записках» опубликовано несколько работ И. Ф. Шмальгаузена: «О некоторых найденных впервые около Киева видах растений» (1881), «Об экскурсии, произведенной в 1882 г. в Подольской губернии» (1883), «Материалы к третичной флоре юго-западной России» (1884), «О некоторых новых для окрестностей г. Киева видах растений» (1891), «Шиповники окрестностей Киева» (1892).

Активным членом Общества конца 70—80-х годов прошлого века был В. Монтрезор. Много поработал он над изучением флоры Полесья и других местностей, входивших в состав Киевского учебного округа (1877—1881). В «Записках» печатались такие его работы: «Обозрение растений, входящих в состав флоры губерний Киевского учебного округа: Киевской, Волынской, Подольской, Черниговской и Полтавской» (1886—1891), «Список редких растений, найденных в разных местах Киевской, Подольской и Волынской губ. в 1877, 1878, 1879 годах» (1881).

Заметный след в жизни и деятельности Общества оставил после себя В. И. Липский, один из первых президентов Академии наук УССР (1922—1928). Еще будучи студентом Киевского университета, он под руководством И. Ф. Шмальгаузена проводил ботанические экскурсии в окрестностях Киева и на Подолье. За 7 лет пребывания на кафедре ботаники университета (1886—1894) до переезда на работу в Петербург он почти окончил флористические исследования в Бессарабии и на Кавказе, а также написал 11 научных работ. 10 из них опубликованы в «Записках». Эти исследования Липский проводил по поручению и при материальной поддержке Общества.

Флористическому изучению Бессарабии Липский посвятил три года (1886—1888), почти круглый год выезжая в экскурсии: ранней весной, летом и осенью. Посетил много населенных пунктов, рек, озер, лиманов в Хотинском, Бельцевском, Оргиевском, Кишиневском, Бендерском, Измаильском и Аккерманском уездах. Их результатом явилось «Исследование о флоре Бессарабии», опубликованное в «Записках» Общества (1889). В этой работе приводится краткий очерк растительности Бессарабии

и список дикорастущих растений, содержащий около 1200 видов. Уточнено распространение ряда интересных и редких видов, описан новый вид *Valerianella bessarabica* Lipsky. В 1894 г. Липский опубликовал «Новые данные для флоры Бессарабии», в которой уточняет некоторые сведения, приведенные в предыдущей работе. В IX т. «Записок» опубликован «Отчет о ботанической экскурсии, произведенной летом 1887 г. в Бессарабии», в котором Липский освещает результаты исследований в южной части Бессарабии, обращая внимание на флору окрестностей г. Вилково, в частности на наличие там редкого растения *Cladium mariscus* R. Br. Таким образом, наибольшая заслуга в изучении флоры Бессарабии в конце XIX ст. принадлежит Липскому.

После этого В. И. Липский занялся изучением еще мало исследованной в то время флоры почти всех районов Кавказа (с 1889 по 1895 г.). В одной из своих работ (1894) В. И. упоминает, что за четыре года (1889—1892) он прошел по Кавказу пешком около 10 000 верст. По дороге на Кавказ Липский посещал Крым, где также собирал интересный флористический материал. Обработав материалы многочисленных путешествий по Кавказу, Липский написал до 15 научных работ, опубликованных частично в Киеве, частично в Петербурге. Большинство работ посвящено обзору найденных им редких на Кавказе растений, значительное количество которых в то время были неизвестны, а также описанию новых для кавказской флоры видов и разновидностей. Таких видов и разновидностей В. И. Липский установил 40, включая один вид, описанный вместе с И. Я. Акинфиевым, именно *Dracocephalum caucasicum* Lipsky et Akinf. Из описанных Липским новых видов кавказской флоры большой интерес представляют бук восточный и диоскорея кавказская. Кавказский бук, который издавна все ботаники считали обыкновенным *Fagus silvatica* L., на самом деле при более обстоятельном изучении оказался новым видом, близким к японскому *F. sieboldii* Endl., и был описан Липским как *Fagus orientalis* Lipsky (1898). *Dioscorea caucasica* Lipsky впервые была найдена Липским в 1891 г. возле Нового Афона (теперь Ахали Афони) и описана в 1894 г., на Кавказе она образует в своем распространении остров родового ареала. Ближайшие местонахождения рода *Dioscorea* известны в Сиккиме в Гималаях, в Эфиопии и северной Албании.

В. И. Липский выяснил впервые, что значительное количество растений, которые до того времени считались эндемами Крыма, встречаются также на Кавказе, в частности в окрестностях Новороссийска, Липский установил их флористическую близость. Этот факт имел большое значение для развития ботанической географии. Итогом проведенных на Кавказе исследований явился монументальный труд «Флора Кавказа. Свод сведений о флоре Кавказа за двухсотлетний период ее исследования, начиная от Турнефора и кончая XIX в.» (1899 г.), в котором сделан обзор литературы по флоре Кавказа с краткими, а иногда и с расширенными аннотациями в количестве 434 источников (с дополнениями) на восьми языках. Кроме того, в этом труде освещается история ботанических исследований на Кавказе, а также приводится сравнительный ботанико-статистический очерк Кавказа. Бо́льшая часть труда составляет конспект кавказской флоры, в состав которого вошли описания 4430 видов со сжатыми сведениями о распространении каждого из них.

В. И. Липский внес значительный вклад в изучение флоры Кавказа. Его труд был первым сводом всех известных к тому времени исследований кавказской флоры. Своего значения его «Флора Кавказа» не утратила и по сей день. В истории ботаники Липский занимает почетное место как выдающийся систематик, флорист и ботаникогеограф, как историк отечественной ботаники, как непревзойденный знаток гербарного дела и блестящий организатор ботанических садов.

Одним из наиболее деятельных членов Киевского и Новороссийского (Одесского) обществ естествоиспытателей был И. К. Пачоский (1864—1942), известный флорист, один из основателей фитоценологии. Работал он как в области флористики, систематики и географии растений, так и в области биологии растений и общей биологии (включая и зоологию). На Украине он изучал Полесье, правобережную лесостепь, Карпаты и особенно подробно бывш. Херсонскую губернию. По флоре Украины Пачоский опубликовал около 70 научных работ; среди них одной из наиболее значительных является «Флора Полесья и прилегающих местностей», в которой сведены результаты его личных пятилетних исследований на Полесье (украинском и белорусском) и других исследователей, его предшественников и современников. В ней приведен 1291 вид дикорастущих растений, а также культивируемых и одичавших. В «Записках» Общества по флоре Украины им опубликовано 9 научных работ: «Очерки флоры окрестностей г. Умани Киевской губ.» (1887), «Материалы для флоры Заславльского и Ковельского уездов Волынской губ.» (1888), «О фауне и флоре окрестностей г. Владимира Волынского» (1888), «О растительности г. Николаева» (1889), «Отчет об экскурсии в Херсонскую губ.» (1889), «По поводу заметки в газ. „Wszechsviat“ о моем сообщении „О фауне и флоре окрестностей г. Владимира Волынского“» (1889), «Описание новых или малоизвестных растений Херсонской губ.» (1889), «Материалы для флоры степей юго-восточной части Херсонской губ.» (1890), «Очерк флоры окрестностей г. Переяславля Полтавской губ.» (1894).

В последнем десятилетии прошлого столетия в работе Киевского общества естествоиспытателей в качестве ботаников-флористов принимали участие И. К. Бордзиловский, С. Г. Навашин, А. Г. Ракочи, Н. В. Цингер.

И. К. Бордзиловский, лаборант ботанического кабинета университета, ближайший помощник проф. И. Ф. Шмальгаузена, его первый биограф и корректор «Флоры Средней и Южной России», принимал немалое участие и в работе Общества. В протоколах заседаний Общества за 1895 г. опубликованы научные сообщения И. К. Борд-

Общества естествоиспытателей на Украине и опубликованные ими периодические издания

Общество	Год основания	Печатный орган общества	Изданные тома или номера (выпуски, части)
Киевское общество естествоиспытателей	1869	«Записки Киевского общества естествоиспытателей»	т. I (1870)—т. XXVI (1917), см. «Список работ...».
		«Записки Київського товариства природознавців»	т. XXVII, в. 1 (1926), в. 2 (1927), в. 3 (1928), в. 4 (1929).
Общество испытателей природы при Харьковском университете	1869	«Труды Общества испытателей природы при Харьковском университете»	т. I (1869)—т. XLVI (1918, 3).
Новороссийское (Одесское) общество естествоиспытателей	1869	«Записки Новороссийского общества естествоиспытателей»	т. I (1872—1873)—т. XLI (1916).
Общество исследователей Волыни	1900	«Труды Общества исследователей Волыни»	т. I (1900)—т. XIII (1913).
Бессарабское общество естествоиспытателей и любителей естествознания	1904	«Труды Бессарабского общества естествоиспытателей и любителей естествознания»	т. I (1905)—т. I, ч. 2 (1906—1907).
Николаевское общество любителей природы	1908	«Природа»	1910—1916 по 5—9 номеров в год.
Крымское общество естествоиспытателей и любителей природы	1910	«Записки Крымского общества естествоиспытателей и любителей природы»	т. I (1911)—т. III (1913).
Общество подольских естествоиспытателей и любителей природы	1911	«Записки Общества подольских естествоиспытателей и любителей природы»	т. I (1912).

зиловского: «Очерк флоры Гайсинского уезда по исследованиям студ. А. А. Севастьянова», «О нахождении в окрестностях Житомира женских экземпляров пирамидального тополя». В протоколе заседания от 21 XII 1899 опубликовано сообщение «К юрской флоре с. Каменка Изюмского уезда Харьковской губернии» (последний труд Н. В. Григорьева).

В протоколах за 1895 г. есть упоминание, что на заседании Общества 16 XII С. Г. Навашин сделал научное сообщение «О нахождении в окрестностях Киева *Lythrum hyssopifoli* L., содержание сообщения не приводится. На других выдающихся и широкоизвестных исследованиях Навашина мы здесь не останавливаемся.

А. Г. Ракочи по поручению Черниговской губернской управы в 1894—1896 гг. изучал болотную растительность ряда болот в Остерском, Козелецком и Нежинском уездах. Исследовались болота вдоль рек Остра и Трубежа, в том числе отдельные болотные массивы: «Калита», «Смолянка», «Шахова» (возле г. Остра), «Рыбное озеро» (возле г. Бровары), «Выдра», «Замглай» (между рр. Днепром и Десной), «Паристе». Ракочи собрал гербарий болотных и береговых растений (272 вида). Научное сообщение его «О растительности некоторых болот Черниговской губернии» опубликовано в протоколе Общества за 8 III 1897 (1900).

В конце 90-х годов, с 1895 по 1902 г., в окрестностях Киева изучал флору известный исследователь процесса видообразования сорняков льна (*Camelina*, *Spergula*) Н. В. Цингер. В «Записках» Общества опубликованы такие его работы: «О наиболее интересных из растений, собранных как самим референтом, так и студентами Долонским, Синегубом и Енько» (1899), «Весенняя флора южной части Полтавской губернии» (1900), «Растительность южной части Полтавской губ. в мае» (1901), «*Plantago tenuifolia* W. K. и *Plantago minor* Fr. „К вопросу о влиянии климата на форму и жизнь растений» (1905); в протоколе № 2 от 16 III 1902 (1905) упоминается его сообщение «О видах растений, невольно созданных человеком», содержание сообщения не приводится.

В первом десятилетии XX ст. в флористических исследованиях Киевского общества естествоиспытателей принимали участие Е. И. Бордзиловский, В. Н. Хитрово, А. А. Яната.

Е. И. Бордзиловский, известный исследователь флоры Белоруссии, Украины и Закавказья, редактор II тома «Флори УРСР», член-корреспондент АН Украинской ССР. В 1905 г. он изучал флору Минской губернии, а в 1906 и 1907 гг. проводил исследования в Закавказье: в окр. Сухума, Нового Афона, Александрополя (теперь Ленинакан), Ахалкалаки, в горах Алагезе, Цхра-

Цхаро и Абули. В результате им сделан доклад на заседании Общества «О некоторых кавказских растениях» (1909). В докладе Е. И. дал флористическую характеристику тех мест, где он экскурсировал, описал несколько новых видов (*Medicago dzhawakhetica*, *Nepeta nawaschini*, *Veronica baranetzkii* и др.), назвал ряд редких видов растений. Им сделан был также доклад «О нахождении в Европейской России *Thesium procumbens* С. А. М., *Veronica umbrosa* М. В., *Halimodendron argenteum* Fisch. (Протоколы заседаний Киевского общества естествоиспытателей 1913 г.).

В. Н. Хитрово, приват-доцент Киевского университета, энергичный исследователь флоры Орловской губернии, проводил рекогносцировочные почвенно-ботанические обследования лугов в системе р. Горынь от ее верховья до границы Волынской и Минской губерний. В этих исследованиях принимали участие, кроме руководителя, Н. А. Троицкий, М. Н. Копачевская, В. И. Глаголев; материалы исследований опубликованы. На заседаниях Общества В. Н. Хитрово не раз выступал с докладами: «О редкой разновидности граба (var. *celtiidea* Rogow.) возле Брянска» (1909), «*Carex humilis* и ее значение в степном вопросе» (1909), «Растительность долины Десны между Брянском и Трубчевском» (1909), «Ботанические исследования лесов и болот Орловской губернии» (1910), «К истории и биологии *Trapa natans* L. *Trapa natans* L. в Орловской губернии» (1905).

А. А. Яната, известный исследователь флоры Таврии (Крыма и низовий Днепра), знаток флоры сорняков, лекарственных растительных ресурсов, народной номенклатуры растений и популяризатор науки, член нескольких научных обществ (Киевского, Крымского, Николаевского), первые свои работы докладывал на заседаниях Общества и печатал в его изданиях: «О результатах 4-летних исследований флоры окрестностей г. Николаева» (1909), «Фенологическая характеристика растительных сообществ окрестностей г. Николаева» (1900), «Новые данные к флоре окрестностей г. Николаева Херсонской губернии» (1909).

Следует назвать одну из последних флористических работ, опубликованных в «Записках» Общества — статью Н. А. Троицкого «О распространении некоторых растений в Волынской губернии» (1917).

Из изложенного видно, какие в основном флористические работы докладывались на заседаниях Общества и публиковались в его «Записках».

Подводя краткие итоги этой деятельности, можно сказать, что Киевское общество провело большую работу в разных областях естественноисторических наук. Исследовались не только территория Киевского учебного округа, но и другие украинские губернии, а также Белоруссия, низовья Дона и Волги, Кавказ и некоторые иноземные страны. Опубликовано значительное количество научных работ. Большим достижением следует считать публикацию протоколов заседаний Общества, на основании которых можно воссоздать историю Общества и проследить развитие ботанических исследований на Украине.

Следует отметить важную роль Киевского общества естествоиспытателей в деле создания Русского (теперь Всесоюзного) ботанического общества. Киевские ботаники С. Г. Навашин, Е. Ф. Вотчал и А. В. Фомин проявили инициативу по созыву съезда представителей русских ботанических учреждений в Петербурге. На этом съезде в декабре 1915 г. они от имени Киевского общества естествоиспытателей обратились со специальным письмом («циркуляром») к академикам А. С. Фаминцыну и И. П. Бородину, а через них и ко всем русским ботаникам о необходимости создания Русского ботанического общества. Оно было создано в следующем, 1916 году.

Как известно, в 1921 г. организовалось Украинское ботаническое общество, к которому со временем присоединились и ботаники ботанического отдела Киевского общества естествоиспытателей. Поэтому Киевское общество естествоиспытателей можно считать одним из предшественников Украинского ботанического общества.

Киевское общество естествоиспытателей не было единственным обществом-испытателей природы на Украине, прилагается краткая сводка обществ естествоиспытателей и осуществленных ими изданий (см. таблицу).

СПИСОК
РАБОТ ПО ФЛОРЕ И СИСТЕМАТИКЕ РАСТЕНИЙ, ОПУБЛИКОВАННЫХ В «ПРОТОКОЛАХ» И «ЗАПИСКАХ» КИЕВСКОГО ОБЩЕСТВА ЕСТЕСТВОИСПЫТАТЕЛЕЙ

Бордзиловский Е. И. О некоторых кавказских растениях. Протоколы заседаний Киевского общества естествоиспытателей,[1] Киев, 1909, протокол № 7, от 3 XI 1907.

Бордзиловский Е. И. О нахождении в Европейской России *Thesium procumbens* С. А. М., *Veronica umbrosa* М. В., *Halimodendron argenteum* Fisch. Протоколы, Киев, 1913, протокол от 16 III 1913, стр. XXIII—XXX.

Бордзиловский И. К. Очерк флоры Гайсинского уезда по исследованиям студ. А. А. Севастьянова. Протоколы, Киев, 1895, т. XV, в. 2, стр. XII—XIV.

Бордзиловский И. К. О нахождении в окрестностях Житомира женских экземпляров пирамидального тополя. Там же, стр. XXVIII—XXX.

[1] Ниже, для краткости, сокращенно «Протоколы» или «Записки».

Бордзиловский И. К. К юрской флоре с. Каменки Изюмского уезда Харьковской губернии. Протоколы, т. XVII, в. 1, стр. XXXIII—XXXIX.
Борщов И. Материалы для флоры водорослей Черниговской губернии. Записки, 1870, т. I, в. 1, стр. 44—55.
Борщов И. Новые виды одноклетных водорослей из окрестностей Киева. Там же, стр. 146—149.
Липский В. И. Отчет о ботанической экскурсии, произведенной летом 1887 г. в Бессарабии (реферат). Записки, 1887, т. IX, Протоколы, стр. 65—67.
Липский В. И. Исследования о флоре Бессарабии. Там же, 1889, т. X, в. 2, стр. 225—391.
Липский В. И. Ботаническая экскурсия за Каспий. Там же, 1891, т. XI, в. 2.
Липский В. И. Исследование Северного Кавказа (1889—1890). Там же, 1891, т. XI, в. 2.
Липский В. И. От Каспия к Понту (Предварительный отчет о ботанических исследованиях Северного Кавказа в 1891 г.). Там же, 1892, т. XII, в. 2, стр. 25—27.
Липский В. И. *Dioscorea caucasica* sp. n. (новый вид кавказской флоры). Там же, 1894, т. XIII, в. 1 и 2, стр. 143—154.
Липский В. И. Необходимые добавления к моей статье о *Dioscorea caucasica*. Там же, 1894, т. XIII, в. 1 и 2, стр. 155—162.
Липский В. И. Flora ciscaucasica. Очерк растительности Предкавказья (1889—1892). Там же, 1894, т. XIII, в. 1 и 2, стр. 209—288.
Липский В. И. Заметка о флоре Крыма. Там же, 1894, т. XIII, в. 1 и 2, стр. 407—421.
Липский В. И. Новые данные для флоры Бессарабии. Там же, 1894, т. XIII, в. 1 и 2, стр. 423—444.
Монтрезор В. Обозрение растений, входящих в состав флоры губерний Киевского учебного округа: Киевской, Волынской, Подольской, Черниговской и Полтавской. Записки, 1886, т. VIII, в. 1, стр. 1—144; 1887, т. VIII, в. 2—3, стр. 457—546; 1891, т. XI, в. 4, стр. 1—90.
Монтрезор В. Список редких растений, найденных в разных местах Киевской, Подольской и Волынской губ. в 1877, 1878, 1879 годах. Записки, 1881, т. VI, в. 2, стр. 177—182.
Пачоский И. К. Очерки флоры окрестностей г. Умани Киевской губ. Записки, 1887, т. VIII, в. 2, стр. 371—438.
Пачоский И. К. Материалы для флоры Заславльского и Ковельского уездов Волынской губ. Там же, 1888, т. IX, в. 2, стр. 199—216.
Пачоский И. К. О фауне и флоре окрестностей г. Владимира Волынского, 1888, т. IX, в. 2, стр. 299—380.
Пачоский И. К. О растительности г. Николаева. Там же, 1889, т. X, стр. XIV—XV, Протоколы.
Пачоский И. К. Отчет об экскурсии в Херсонскую губ. Там же, 1889, т. X, в. 1, стр. LXXVI—LXXXI, Протоколы.
Пачоский И. К. По поводу заметки в газ. «Wszechsviat» о моем сообщении «О фауне и флоре окрестностей г. Владимира Волынского». Там же, 1889, стр. IV—VI.
Пачоский И. К. Описание новых или малоизвестных растений Херсонской губ. Там же, 1889, т. X, в. 2, стр. 421—436.
Пачоский И. К. Материалы для флоры степей юго-восточной части Херсонской губ. Там же, 1890, т. XI, в. 1, стр. 37—171.
Пачоский И. Флорографические и фитогеографические исследования Калмыцких степей. Там же, 1892, т. XII, в. 1, стр. 49—195.
Пачоский И. К. Очерк флоры окрестностей г. Переяславля Полтавской губ. Там же, 1894, т. XIII, в. 1, стр. 63—141.
Ракочи А. Г. О растительности некоторых болот Черниговской губернии. Записки, 1900, т. XVI, в. 2, стр. III—XII, Протоколы.
Троицкий Н. А. О распространении некоторых растений в Волынской губернии. Записки, 1917, т. XXV, стр. 59—70.
Хитрово В. Н. К истории и биологии *Trapa natans* L. *Trapa natans* L. в Орловской губернии. Записки, 1905, т. XX, в. 1, стр. 161—190.
Хитрово В. Н. О редкой разновидности граба (var. *celtiidea* Rogov.) возле Брянска. Протоколы, Киев, 1909, № 3.
Хитрово В. Н. *Carex humilis* и ее значение в степном вопросе. Там же, 1909.
Хитрово В. Н. Растительность долины Десны между Брянском и Трубчевском. Там же, 1909.
Хитрово В. Н. Ботанические исследования лесов и болот Орловской губернии. Там же, 1910, № 9.
Цингер Н. В. О наиболее интересных из растений, собранных как самим референтом, так и студентами Долонским, Синегубом и Енько. Записки, 1899, т. XVI, в. 1, стр. XLII, протокол № 6 от 14 XII 1896.
Цингер Н. В. Весенняя флора южной части Полтавской губернии. Там же, 1900, т. XVI, в. 2, стр. XXIV—XXV, протокол № 4, от 3 V 1897.
Цингер Н. В. Растительность южной части Полтавской губ. в мае. Там же, 1901, т. XVII, в. 1, стр. XXXV—XXXVI, протокол № 3 от 28 III 1898.

Цингер Н. В. *Plantago tenuifolia* W. K. и *Plantago minor* Fr. К вопросу о влиянии климата на форму и жизнь растений. Там же, 1905, т. XIX, в. 1, стр. 145—162.
Шмальгаузен И. Ф. О некоторых найденных впервые около Киева видах растений. Записки, 1881, т. VI, в. 3, стр. 60.
Шмальгаузен И. Ф. Об экскурсии, произведенной в 1882 г. в Подольской губернии. Там же, 1883, т. VII, в. 1, стр. LII—LXI.
Шмальгаузен И. Ф. Материалы к третичной флоре юго-западной России. Там же, 1884, т. VII, в. 2, стр. 288—432.
Шмальгаузен И. Ф. О некоторых новых для окрестностей г. Киева видах растений. Там же, 1891, т. XI, в. 2, стр. 69—74.
Шмальгаузен И. Ф. Шиповники окрестностей Киева. Там же, 1892, т. XII, в. 1, стр. 1—48.
Ната А. А. Новые данные к флоре окрестностей г. Николаева Херсонской губернии. Записки, 1909, т. XX, в. 4, стр. 275—320.
Ната А. А. О результатах 4-летних исследований флоры окрестностей г. Николаева. Протоколы, 1909, № 12, протокол от 15 XI 1908.
Ната А. А. Фенологическая характеристика растительных сообществ окрестностей г. Николаева. Протоколы, 1910, № 9, протокол от 6 XI 1910.

Институт ботаники
Академии наук
Украинской ССР,
Киев.

(Получено 13 VI 1969).

ПОТЕРИ НАУКИ

УДК 92 : 581.9+581.524.44

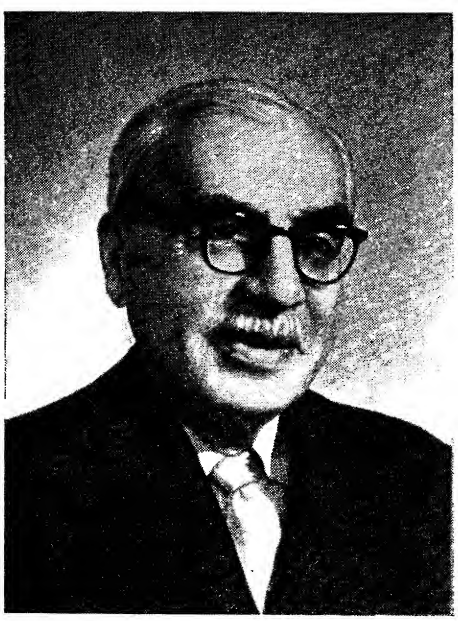
ПАМЯТИ ВИКТОРА ВЛАДИМИРОВИЧА РЕВЕРДАТТО (6 VI 1891—14 III 1969)

A. V. POLOZHIY AND L. P. SERGIYEVSKAYA.

TO THE MEMORY OF VICTOR VLADIMIROVICH REVERDATTO (JUNE 6, 1891—MARCH 14, 1969)

14 марта 1969 г. на 78 году жизни скончался известный сибирский ботаник, профессор, доктор, заслуженный деятель науки РСФСР, лауреат Государственной премии Виктор Владимирович Ревердатто.[1]

Еще будучи студентом химического факультета Томского технологического института, В. В. проявлял большой интерес к изучению растительного мира и сделался одним из самых близких учеников и помощников основателя Гербария при Томском университете П. Н. Крылова. Студент Ревердатто совершил две самостоятельные экспедиции в северные районы Красноярского края, тогда еще почти не изученные, и опубликовал свои первые ботанические работы.



После непродолжительной работы на Кемеровском химическом заводе в качестве инженера В. В. Ревердатто вернулся в Томск и был принят в университет ассистентом кафедры ботаники. Талантливый молодой ученый со свойственной ему энергией и увлеченностью сразу включился в работу по исследованию растительного покрова Сибири, вскоре сдал экзамен на магистра ботаники, уже через 5 лет создал первую в СССР кафедру геоботаники, профессором и заведующим которой он был утвержден. Кафедра геоботаники, возглавляемая В. В., провела огромную работу по геоботаническому обследованию землепользований колхозов и совхозов на обширных пространствах Сибири.

Обладая разносторонним образованием, исключительно широкой эрудицией, талантом исследователя, педагога и организатора, В. В. Ревердатто создал в Томском университете свою ботаническую школу и внес вклад в развитие различных областей ботаники: флористики, ботанической географии, фитоценологии, в ботаническое ресурсоведение (особенно в изучение лекарственных растений).

Отличный знаток флоры и растительности Сибири, В. В. возглавлял более 16 экспедиций в разные районы Сибири; кроме того, по его планам и программам его сотрудниками проведено около 40 экспедиций. Эти экспедиции охватили обширнейшие пространства Сибири, но основным районом многолетних систематических исследований его была приенисейская Сибирь — от низовьев Енисея до границ с Монголией.

Трудами В. В. и его учеников создан богатейший отдел приенисейской Флоры в Гербарии им. П. Н. Крылова, который послужил и будет служить ценной научной

[1] Биографический очерк В. В. Ревердатто и список его печатных работ (71 название) были опубликованы в связи с 70-летием со дня рождения (см. Положий А. В. и Л. П. Сергиевская. Виктор Владимирович Ревердатто. К 70-летию со дня рождения. Бот. журн., 46, 9, 1961 : 1358—1363).

базой для многих теоретических и научно-практических работ по флоре и растительности этого края.

В области ботанической географии и фитоценологии наиболее крупное значение имеют такие работы В. В. Ревердатто, как первая оригинальная сводка по растительности Сибири («Растительность Сибири» 1931 г.), карта растительности Южной Сибири, цикл статей по классификации и характеристике приенисейских степей.

В области флористики наиболее крупные работы посвящены злакам Сибири и лютиковым приенисейской Сибири. Выдающееся значение имеют исследования В. В. Ревердатто, посвященные генезису послетретичных флор на территории приенисейской Сибири. На основе ареалогического, статистического и флористического анализа отдельных семейств и выявления реликтовых элементов в составе современных флор В. В. выдвинул и обосновал оригинальную гипотезу формирования флоры приенисейской Сибири.

В области ботанического ресурсоведения В. В. Ревердатто сосредоточил основное внимание на изучении дикорастущих лекарственных растений. Обширные общеботанические знания позволяли ему строить научные прогнозы поисков новых перспективных растений. В годы Великой Отечественной войны В. В. организовал и возглавил в Томске комплексные исследования сибирских лекарственных растений, в которых принимали участие ботаники, биохимики, фармакологи и клиницисты. В результате были выявлены и введены в официальную медицину ценные лекарственные растения (виды желтушника, синюхи, володушки, шлемник байкальский и др.).

С интенсивной научной работой В. В. Ревердатто долгие годы сочетал педагогическую, большую организационную, административную и общественную деятельность. Он был одним из создателей и первых деканов биологического факультета в Томском университете, проректором университета; им был организован и возглавлялся около 10 лет Медико-биологический институт Западно-Сибирского филиала АН СССР. В послевоенные годы, работая в Томском медицинском институте, В. В. продолжал возглавлять комплекс исследований по лекарственным растениям.

В. В. Ревердатто был лауреатом Государственной премии и ему было присвоено звание заслуженного деятеля науки РСФСР.

В. В. Ревердатто подготовил многочисленные кадры ботаников-флористов, фитогеографов, ресурсоведов; многие его ученики стали докторами и кандидатами наук и работают в настоящее время в различных вузах и научных учреждениях нашей страны.

В. В. Ревердатто автор 80 научных работ и более 80 популярных статей. Он был редактором многих монографий и ботанических сборников. Много лет В. В. возглавлял Томское отделение Всесоюзного ботанического общества и был избран его почетным членом.

Последние годы В. В. Ревердатто вновь работал в Томском университете, в Научно-исследовательском институте биологии и биофизики. С неугасаемой энергией он продолжал свои флористические исследования и руководил Томской группой ботаников, участвующей в выполнении большого коллективного труда — «Атласа ареалов лекарственных растений СССР», редактировал многочисленные работы, был безотказным консультантом и постоянным оппонентом по многочисленным докторским и кандидатским диссертациям.

Сибирские ботаники потеряли большого ученого, талантливого организатора и руководителя науки.

Светлая память о В. В. Ревердатто как о выдающемся ученом и обаятельном человеке навсегда сохранится в памяти всех, знавших его.

ДОПОЛНЕНИЕ К СПИСКУ НАУЧНЫХ РАБОТ В. В. РЕВЕРДАТТО, ОПУБЛИКОВАННОМУ В «БОТАНИЧЕСКОМ ЖУРНАЛЕ», 46, 9 : 1358—1363

1963

Растительность Западно-Сибирской низменности. В кн.: Западная Сибирь. М. : 195—224.

1964

Краткий очерк растительности Западной Сибири. В кн.: Геология СССР, 14. М. : 46—48.

О некоторых принципиальных и дискуссионных вопросах изучения растительного покрова Сибири и Дальнего Востока. Изв. СО АН СССР, сер. биолог., 12, 3 : 1—12. (Совместно с Г. В. Крыловым).

Флора Красноярского края. Выпуск 2. Злаки. Томск.

1965

Новый высокогорный вид рода *Festuca* L. с Алтая. Систем. зам. по матер. Гербария им. П. Н. Крылова, 83 : 7—8.

Плейстоценовые и степные реликты во флоре Средней Сибири. Изв. СО АН СССР, сер. биолог., 4, : 3—14.

1966

О главе «Растительный покров» Е. А. Любимовой в кн.: Средняя Сибирь. М. Изв. СО АН СССР, 8, 2 : 145—146. (Совместно с С. В. Гудошниковым и А. В. Положий).

История изучения растительности и растительных ресурсов Западной и Средней Сибири за 50 лет. Изв. СО АН СССР, сер. биолог., 10, 2 : 7—16. (Совместно с К. А. Соболевской).

В период 1935—1937 гг. В. В. Ревердатто был редактором I—IV томов издания «Труды Биологического института при Томском государственном университете», он был также редактором «Известий Западно-Сибирского филиала АН СССР, серия биологическая» и сборников «Новые лекарственные растения», редактором I (1966) и II (1969) выпусков «Флоры Забайкалья» Л. П. Сергиевской.

А. В. Положий и Л. П. Сергиевская.

Томский государственный университет.

(Получено 5 VIII 1969).

УДК 92 : 581.9+581.524.44

ПАМЯТИ СЕРГЕЯ ВЛАДИМИРОВИЧА ГОЛИЦЫНА (21 I 1897—3 X 1968)

E. M. LAVRENKO AND R. E. LEVINA. TO THE MEMORY OF SERGEY VLADIMIROVICH GOLITZYN (JANUARY 21, 1897—NOVEMBER 3, 1968)

3 ноября 1968 г. на 72 году жизни скоропостижно скончался Сергей Владимирович Голицын — профессор Воронежского университета, доктор биологических наук, действительный член Всесоюзного ботанического общества с 1953 г.

Подобные скупые и горькие сообщения, к сожалению, обычны. Но есть люди, с которыми абсолютно невозможно связать представление о бездеятельности, о покое, о смерти. К числу их относился и С. В. Для всех, знавших его близко, известие о его кончине было не только неожиданным и очень тяжелым, но казалось и все еще кажется неправдоподобным.



Путь, пройденный С. В. до официального признания его заслуг в науке, был нелегким и необычным. Достаточно сказать, что он получил степень доктора биологических наук и звание профессора, не имея никакого диплома о специальном биологическом образовании.

С. В. Голицын родился 21 января 1897 года в г. Осовец Гродненской губ. в семье военного инженера. Отец избрал и для сына карьеру военнослужащего, поэтому в 1907 г. он был определен в Тифлисский кадетский корпус, а по окончании его в 1914 г. — в Морской корпус в Петрограде, который и окончил в 1916 г. В чине мичмана в составе действующего Балтийского флота он участвует в первой империалистической войне. В 1918 г. после тяжелой болезни С. В. выходит в отставку и переезжает к отцу в Батуми. На этом военная «карьера» его заканчивается и он «перековывает меч на орало»: до 1930 г. занимается сельским хозяйством на небольшом участке чайно-мандариновой плантации в Аджарии.

В этот период С. В. и начинает ботанические (дендрологические) исследования Прибатумского края. С 1924 по 1929 г. как член-учредитель горного туристического клуба он совершает множество пешеходных маршрутов по нагорной Аджарии и собирает ряд коллекций: дендрологическую (около 1000 древесин); гербарий цветковых растений Западной Грузии (около 2500 листов); гербарий папоротников Грузии (около 800 листов). В 1928 и 1929 гг. С. В. возглавляет экспедиции Сухумского отделения Всесоюзного института прикладной ботаники по изучению дикорастущих плодовых и масличных растений Западной Грузии.

В 1930 г. С. В. переезжает в Воронеж и в октябре 1931 г. зачисляется препаратором на кафедру высших растений Воронежского университета (ВГУ), возглавляемую Б. М. Козо-Полянским. С этого момента вся деятельность С. В. была связана с Воронежским университетом, где он занимал должности препаратора, лаборанта, лекционного ассистента, заведующего гербарием и музеем кафедры. По совместительству

он работает старшим научным сотрудником заповедника «Галичья гора», который впоследствии стал агробиостанцией ВГУ.

В 1945 г. после демобилизации из армии С. В. трудится в ботаническом саду ВГУ старшим научным сотрудником и заместителем директора, совмещая эти должности с работой на Галичьей горе. В 1953 г. полностью переходит на агробиостанцию старшим научным сотрудником, а с 1962 по 1966 г. возглавляет ее работу в качестве директора.

Хотя С. В. занимал на кафедре очень скромные должности, он всегда был самым активным, самым неутомимым исследователем, поражавшим своей работоспособностью. Уже через год после прихода в университет он публикует справочник «Деревья и кустарники ЦЧО». Собранный им гербарий Центрально-Черноземной полосы содержал приблизительно 8000 листов. За годы работы на Галичьей горе под его руководством и в значительной степени его личными сборами создан гербарий Средне-Русской возвышенности, включающий около 30 000 листов!

Даже в годы Великой Отечественной войны, будучи мобилизованным и находясь в Волжской флотилии в Ульяновске, каждую свободную минуту С. В. использует для изучения дикорастущей и адвентивной флоры города и его окрестностей. По материалам этих флористических экскурсий были опубликованы некоторые статьи.

Для исследований С. В. Голицына характерны два направления: теоретическое — вопросы генезиса флоры и растительности — и прикладное, с непосредственным выходом в хозяйственную практику: изучение сорно-полевых растений; введение в культуру новых видов кормовых; интродукция декоративных экзотов и др.

По договорам с земельными органами («Госземтрест») С. В. в течение ряда лет (30-е годы) систематически изучает сорные растения на полях колхозов Тамбовской, Орловской, Воронежской и Курской областей. В 1932 и 1934 гг., совместно с Н. Ф. Комаровым, он возглавляет экспедиции по изучению сорных растений, а в 1936 и 1937 гг. предпринимает (совместно с Р. Е. Левиной) очень трудоемкое и методически сложное исследование влияния комбайноуборки на засоренность полей.

Вместе с Н. П. Виноградовым С. В., со свойственным ему увлечением, занимается введением в культуру весьма перспективного кормового злака — пырея мочковатого (*Roegneria fibrosa* Nevski). После успешного возделывания его на агробиостанции и в ботаническом саду университета авторы проводят его через государственное сортоиспытание, внедряют на поля колхозов и совхозов Липецкой области и добиваются того, что этот новый для культуры пырей Советский вводится в стандарт ряда областей.

Много внимания уделял С. В. и культуре чуфы — растения очень полезного в некоторых отношениях. Помимо нескольких опубликованных статей им была написана монография «Чуфа и ее культура в СССР» (1957 г., около 20 печатных листов), к сожалению оставшаяся в рукописи.

Здесь уместно отметить, что за годы работы на Галичьей горе С. В. снискал большой авторитет и уважение как у практических работников колхозов и совхозов, так и у областных партийных и советских органов, которые постоянно оказывали содействие научно-практической деятельности агробиостанции.

К работам практического направления следует отнести и самое активное участие С. В. в создании дендрологического отдела ботанического сада Воронежского университета. К 1957 г. дендрологическая коллекция сада насчитывала 653 вида и 440 форм древесно-кустарниковых растений, из них 60 пород были рекомендованы для широкого распространения в парках и садах Центрального Черноземья.

Ботанико-географические исследования С. В. связаны главным образом с двумя районами нашей страны: Юго-западным Закавказьем и Среднерусской возвышенностью.

Более ранний кавказский период охватывает 20-е и первую половину 30-х годов. Основные принципиальные обобщения по исследованиям этого периода изложены автором в двух работах: «Опыт ботаникогеографического картирования юго-западного Закавказья с дендрологической точки зрения» (1935) и «Шкэриани — кустарниковые фитоценозы влажных лесистых гор Аджарии» (1939).

Первую из названных работ, опубликованную в первые годы пребывания С. В. в Воронежском университете, Б. М. Козо-Полянский считал достаточной для защиты в качестве кандидатской диссертации.

Во второй работе автор показывает, что в кустарниковых ценозах средней горной зоны Аджарии выявляется ранее неизвестный в русской ботанической литературе тип гигротамниума, свойственный, по-видимому, влажным высокогорьям тропических и субтропических стран. С. В. приписывает этим группировкам третичный возраст и категорически возражает (1948) против гипотезы их антропогенного происхождения.

Исследование С. В., посвященное вопросу о создании Кабардино-Балкарского высокогорного заповедника, пока еще не увидело свет.

Однако, центральное место в научном наследии С. В. Голицына бесспорно занимают его работы по истории флоры и растительности Среднерусской возвышенности, которым он посвятил почти 40 лет вдохновенного труда.

Исследования С. В. охватили Тульскую, Орловскую, Курскую, Липецкую, Белгородскую, Воронежскую и северные части Харьковской, Луганской, Донецкой и Ростовской областей. Эти исследования дали материал для большого числа работ, опубликованных самостоятельно или в соавторстве с некоторыми воронежскими ботаниками. Около 40 работ непосредственно касаются флоры и растительности, развивающихся на выходах мела и известняков Среднерусской возвышенности.

С. В. окончательно установил резкие фитоценотические отличия, существующие между растительностью так называемых «сниженных альп» и тимьянников, или, как он их называет, иссопников. В ряде работ он показал, что «сниженные альпы» представляют собою кальцефитностепные группировки, преимущественно разнотравно-низкоосочковые, с господством дерновинных осок *Carex humilis* и *C. pediformis* и с обилием реликтовых видов. Эти сообщества свойственны лесостепи и почти не переходят южнее ее границ. С. В. показал также, что иссопники, которые он сближает с горными ксерофитами более южных районов (Средиземья, Завкавказья, Средней Азии), напротив, свойственны степной зоне и в типичном выражении в лесостепи отсутствуют.

С. В. (совместно с Н. П. Виноградовым) с большой точностью установил северную и западную границы распространения «сниженных альп», что до него не было сделано. Целый ряд новых для науки местонахождений этих группировок, в том числе и наиболее северных в районе распространения девонских известняков, впервые обнаружены и описаны С. В. Им было выяснено, что, вопреки мнению Б. М. Козо-Полянского, распространение «сниженных альп» на Среднерусской возвышенности не определяется границей максимального оледенения и что они встречаются на территории, покрывавшейся ледником. Следует отметить, что на изданных АН СССР «Карте растительности европейской части СССР» (1948 г.) и «Геоботанической карте СССР» (1956 г.) «сниженные альпы» показаны по данным С. В. Голицына.

Хотя С. В. широко пользуется в своих работах термином Б. М. Козо-Полянского «сниженные альпы», по существу он развенчал их альпийскую природу, справедливо указывая (1965), что многие характерные виды этих группировок являются типичными растениями каменистых склонов приподнятых равнин Евразии.

Много сделал С. В. и для познания ареалов растений «сниженных альп» и иссопников на Среднерусской возвышенности. В работах 1954, 1958 и 1960 гг. (совместных с Н. П. Виноградовым) наряду с картами распространения этих группировок указываются многочисленные местонахождения характерных для них видов.

В таком хорошо изученном в ботаническом отношении районе, как Среднерусская возвышенность, С. В. сделал ряд очень интересных флористических находок. Так, им констатировано и документировано картой (1958) широкое распространение на выходах мела на юге Среднерусской возвышенности *Carex pediformis* С. А. Меу. — растения, характерного для сибирских и монгольских луговых степей. Таким образом, был установлен довольно значительный изолированный участок ареала этого вида.

В северном известняковом районе им обнаружены новые для Среднерусской возвышенности виды: *Carex obtusata* Liljebl., характеризующийся сильно разорванным ареалом, и восточноевропейско-сибирский вид мятлика *Poa attenuata* Trin., также с дизъюнктивным ареалом в его западной части.

С известняковых склонов бассейна Верхнего Дона С. В. описал два новых вида — *Rosa kujmanica* S. Golitc. (1954) и *Cotoneaster alaunica* S. Golitc. (1964).

Совокупность работ, обобщенных в докладе «"Сниженные альпы„ и меловые иссопники Среднерусской возвышенности», в марте 1966 г. была защищена С. В. в Ботаническом институте АН СССР с одновременным присуждением ему степеней кандидата и доктора биологических наук.

С ноября 1966 г. он избирается профессором кафедры физической географии Воронежского университета, где читает спецкурсы: «История растительного покрова Среднерусской лесостепи» и «Ботанико-географическая характеристика Центрального Черноземья». Как и во все предыдущие годы, он продолжает руководить курсовыми и дипломными работами студентов и пожизненно остается научным руководителем своего «детища» — агробиостанции.

Самая яркая черта С. В., определившая весь его жизненный путь, это бескорыстная и самозабвенная преданность науке.

В первые же годы его работы в университете руководитель кафедры и декан факультета неоднократно предлагали ему окончить заочное отделение университета, чтобы диплом позволил занять более высокооплачиваемую должность и получить ученую степень. Но С. В. всегда отказывался от этой возможности, мотивируя тем, что учение будет отвлекать его от научной работы, хотя материальное положение его семьи (жены и троих детей) было далеко не легким. В одну из трудных весен 30-х годов он уехал в экспедицию, оставив дома лишь. . . список съедобных трав!

В экспедициях С. В. бывал неутомим и всегда требовал самого строгого выполнения маршрута в намеченные сроки. К себе он был беспощаден и буквально от зари до зари работал в поле: производил описания, гербаризировал, брал почвенные образцы и т. п. Если время пребывания в поле почему-либо было ограничено, то сроки пешеходных маршрутов предусматривали лишь несколько часов сна «in loco» — там где заставала ночь: просто на земле с рюкзаком под головой или в лучшем случае у кошны сена. Одному из авторов некролога (Р. Е. Левиной) хорошо запомнился случай, о котором она рассказала следующее: «Мы с С. В. проводили маршрутное обследование сорных растений и оказались в „цейтноте". Заночевали в поле в скирде соломы. Утром мы должны были пройти несколько километров к станции и успеть уехать в соседний район, а поле, где мы ночевали, осталось неописанным. Проснувшись на рассвете, я была поражена и даже немного испугана странным зрелищем: С. В. ползает на коленях и что-то разыскивает в стерне. . . Оказалось, что он описывает засоренность поля, а чтобы рассмотреть растения в сумраке рассвета, ему пришлось производить описание в таком необычном положении».

Буквально до последних дней своей жизни С. В. всегда покорял и заражал своим энтузиазмом молодежь (студентов, аспирантов, сотрудников), работавшую под его

руководством. Хочется привести здесь замечательную мысль Ганса Кребса: «Огромное значение имеет энтузиазм, передающийся от учителя к ученику, — это основа большой работоспособности. Энтузиазм заставляет видеть в научных занятиях не работу, а увлечение и побуждает ученого сказать „нет", когда его пытаются заманить в „коридоры власти" или в бесчисленные вояжи за границу».[1]

Массу времени, энергии и душевных сил затрачивал С. В., добиваясь охраны наиболее ценных ботанических памятников природы. Последними свидетелями его неустанных сражений за каждый ценный кусочек растительного покрова являются статья в «Комсомольской правде» «Сто растений — сто решений», опубликованная уже посмертно (14 I 1969) и справедливо названная редакцией газеты боевым завещанием ученого, и последний его доклад «Спасти Плющань!», публикуемый в сборнике «Вопросы охраны ботанических объектов».

Распоряжением Совета Министров РСФСР урочища «Плющань» и «Воргольское» Елецкого лесхоза переданы Воронежскому университету как заказники. Это решение явилось как бы наградой С. В., присужденной посмертно, за те героические усилия, которые он прилагал ради охраны этих участков.

Будучи прекрасным флористом, С. В. много сделал для улучшения определителей и «Флор». Так, он очень детально и весьма критически проанализировал оба издания «Определителя» С. С. Станкова и В. И. Талиева и принимал самое деятельное участие в переработке двух последних изданий «Флоры» П. Ф. Маевского.

С. В. был человеком кристально честным, очень принципиальным и вместе с тем мягким и отзывчивым. Его отношение к людям всегда доброжелательное и равно уважительное — будь то ученый со степенями и званиями или наблюдатель на кордоне. Но и сам С. В. всегда и неизменно пользовался большим уважением со стороны всех, кто с ним общался, и искренней привязанностью близких товарищей.

Все, что сделано Сергеем Владимировичем Голицыным для познания и охраны флоры и растительности Средней России, обеспечило ему почетное место в истории отечественной ботаники. А для тех, кто знал его лично, он всегда будет образцом подлинного служения науке в самом высоком смысле этого слова.

СПИСОК ОПУБЛИКОВАННЫХ РАБОТ С. В. ГОЛИЦЫНА

1941[2]

К вопросу о *Dryopteris liliana* Golitc. Notulae systematicae ac. geographical instituti Botanici Tiphlisiensis, 10, Тбилиси : 37—40.

1947

Ботанический сад Воронежского государственного университета. «Воронежский государственный университет» — информ. бюлл. для поступающих в университет. Воронеж.

Dentaria alaunica S. Golitc. sp. n. Выбор семян. Бот. сад Воронежск. унив., VIII : 48.

Iva xanthifolia Nutt. и ее ареал в СССР. Сов. бот., 15, 2 : 94—95.

О «железенодорожных» растениях. Сов. бот., 15, 5 : 297—299.

1948

К вопросу об истории шкэриани южной Колхиды. Докл. АН Армянск. ССР, VIII, 3, Ереван : 135—137.

1949

Новая пищевая культура чуфа (краткая инструкция по культуре). (Совместно с Б. М. Козо-Полянским и И. А. Руцким). Воронеж : 1—8.

Описание новых видов: Кизильник алаунский, шиповник куйманский. Справочник по семенам. Бот. сад Воронежск. гос. унив., 1 (X) : 97—98.

Послевоенное состояние наиболее интересных местонахождений реликтовых растений Верхнего Поосколья и Северо-Донского реликтового района. Тр. Воронежск. гос. унив., 15 : 164—206. (Совместно с Н. П. Виноградовым).

Справочник-указатель семян, собранных в Северо-Донском реликтовом районе в 1948 г. Изд. запов. Галичья гора. Воронеж : 3—20.

Среднерусские расы *Chrysanthemum sibiricum* Fisch. s. l. в ботаническом саду Воронежского государственного университета. Бюлл. общ. естествоисп. при Воронежск. унив., 5 : 21—28.

1950

Hedysarum grandiflorum Pall. на Жостовых горах в Курской области. Вопросы географии, 23 : 286—295.

Несколько слов о шкэриании. Бот. журн., 35, 2 : 192—193.

---

[1] «Природа», 1969, № 3, стр. 57.

[2] Остальные работы, опубликованные до 1947 г., указаны у С. Ю. Липшица — Словарь Русские ботаники, т. II : 306—307.

Опыт культуры чуфы. Бюлл. Главн. бот. сада, 5 : 111—114.

Реликты Северного Дона. Бот. журн., 35, 1—2 : 70—71 и 324. (Совместно с Н. П. Виноградовым).

1951

К вопросу об издании «Флоры европейской территории СССР» (по поводу выхода в свет книги С. С. Станков и В. И. Талиев. «Определитель высших растений европейской части СССР»). Бот. журн., 36, 4 : 423—426.

1952

Опыт культуры чуфы. Бюлл. Главн. бот. сада, 13 : 95—97.

Пырей мочковатый — отечественный бескорневищный пырей. В кн.: Матер. 1-го Всесоюзн. совещ. ботаников и селекционеров, 2. М. : 72—84. (Совместно с Н. П. Виноградовым).

Справочник по семенам Ботанического сада Воронежского государственного университета, № 11, сборы 1951 г. Изд. Воронежск. гос. унив. : 1—125.

Таблицы для распознавания деревьев и кустарников Воронежской области. В кн.: С. И. Машкин, С. В. Голицын «Дикорастущие и разводимые деревья и кустарники Воронежской области». Воронеж : 177—289.

1953

Пырей мочковатый. Селекция и семеноводство, 2 : 41—44. (Совместно с Н. П. Виноградовым).

Справочник по семенам Ботанического сада Воронежского государственного университета, № 12, сборы 1952 г. Изд. Воронежск. гос. унив. : 1—72.

Флора города Ульяновска и его окрестностей и возможности ее использования. Краеведческие зап. Ульяновск. краеведч. музея, I, Ульяновск : 87—101. (Совместно с Р. Е. Левиной).

1954

Berberidaceae, *Salicaceae*. В кн.: П. Ф. Маевский «Флора средней полосы европейской части СССР», изд. VIII : 66—91, 184—199, 480—496, 686—701, 714—757, 853, 854.

Волчеягодник Юлии. Бюлл. Главн. бот. сада, 17 : 31—34.

Новый вид шиповника из средней полосы европейской части СССР. Бот. матер. гербария Бот. инст. АН СССР, 16 : 184—191.

«Сниженные альпы» и тимьянники Среднерусской возвышенности. Бот. журн., 39, 3 : 423—430. (Совместно с Н. П. Виноградовым).

Схемы фенологических наблюдений по новым культурам, принятые и рекомендуемые Ботаническим садом Воронежского гос. университета. В кн.: Справочник по семенам Ботанического сада ВГУ, № 13, Воронеж : 79—82. (Совместно с Б. М. Козо-Полянским, С. И. Машкиным, С. И. Петровичем).

1956

Быкова Шея — центр средоточия реликтовых растений Северного Дона. Бюлл. Воронежск. общ. естествоисп., 10, Воронеж : 39—44.

К вопросу о размещении родительских пар при производстве гибридных семян кукурузы. Бюлл. Воронежск. общ. естествоисп., 10, Воронеж : 45—50. (Совместно с Н. П. Виноградовым).

К флоре восточного крыла Верхнего Поосколья. Бот. журн., 41, 10 : 1428—1438.

Ледниковые реликты внутри эрратики. (Заметки о флоре и растительности бассейна р. Потудань). Тр. Воронежск. гос. унив., 26, почв.-ботан. вып. : 97—106. (Совместно с Н. П. Виноградовым).

Применение анатомии в диагностике реликтовых папоротников. Бот. журн., 41, 6 : 861—863. (Совместно с Н. В. Черпаковой).

1957

Забытое растение флоры СССР *Erucastrum gallicum* O. Schulz. Бот. матер. гербария Бот. инст. АН СССР, 18 : 90—97.

Испытание наиболее перспективных для Липецкой и соседних с ней областей двойных межлинейных и сортолинейных гибридов кукурузы. Программа и тезисы докл. научн. конф. Биолого-почв. факт., посвященной возделыванию кукурузы. Изд. ВГУ, Воронеж : 23—24. (Совместно с Н. П. Виноградовым).

Критическая заметка о *Vinca herbacea* Waldst. et Kit. Бот. матер. гербария Бот. инст. АН СССР, 18 : 179—182.

Флора «сниженных альп» Среднеруссой возвышенности. Тр. Воронежск. гос. унив. Тез. докл. научн. конф. к 40-летию Великой Октябрьской революции. Воронеж : 30—31.

1958

А. М. Семенова-Тян-Шаньская. Изменение растительного покрова лесостепи Русской равнины в XVI—XVIII вв. под влиянием деятельности человека. (Рецензия). Бот. журн., 43, 10 : 1491—1493. (Совместно с Н. П. Виноградовым, Ю. А. Дорониным и М. П. Скрябиным).

Carex pediformis С. А. М. на юге Среднерусской возвышенности. Бот. журн., 43, 12 : 1740—1748.

20 лет работы по дендро-интродукции в Ботаническом саду Воронежского государственного университета. Бот. журн., 43 : 1778—1780. (Совместно с Н. П. Медведевым).

Некоторые новые данные по химическому составу сена и клубней чуфы. Тр. Воронежск. гос. унив., 45, 3 : 23—26. (Совместно с А. А. Землянухиным).

Северо-Донской ботанический реликтовый район. Тр. Воронежск. гос. унив., 45, 3 : 11—15. (Совместно с Н. П. Виноградовым).

Сохранить ценный памятник природы. Природа, 6 : 56—57. (Совместно с Н. П. Виноградовым и Ю. А. Дорониным).

Чуфа в откормочных пастбищах для свиней. Тр. Воронежск. гос. унив., 45, 3 : 17—22.

1959

Опыт получения гибридных семян кукурузы 'Буковинского-2' на агробиостанции Воронежского государственного университета. Бюлл. общ. естествоисп. при ВГУ, 11. Воронеж : 45—48. (Совместно с Н. П. Виноградовым и Б. А. Хавизон).

(Рецензия): С. С. Станков и В. И. Талиев «Определитель высших растений европейской части СССР», 2-е изд., 1957. Бот. журн., 44, 6 : 873—881.

Флора Морозовой горы. (Материалы к флоре Северо-Донского и Верхне-Пооскольского реликтовых районов). Тр. Воронежск. гос. унив., 56, 1 : 3—11.

1960

Ботанические памятники природы Центрально-черноземных областей. Охрана природы и заповедн. дело в СССР, 5 : 3—37. (Совместно с Н. П. Виноградовым и Л. В. Денисовой).

Гербарий Среднерусской возвышенности. Бот. журн., 45, 12 : 1823—1827. (Совместно с В. И. Даниловым).

Донское Белогорье — новый район «сниженных альп» Среднерусской возвышенности. Бот. журн., 45, 4 : 524—532. (Совместно с Н. П. Виноградовым и Ю. А. Дорониным).

К истории флоры «сниженных альп» Среднерусской возвышенности. Проблемы филогении и филогенеза. Хроника V совещ. по филогении растений ВБО, 48—51. (Совместно с Н. П. Виноградовым).

Об ареале *Schivereckia podolica* Andrz. на Среднерусской возвышенности. Изв. Воронежск. отд. ВБО, 23—27. (Совместно с Н. П. Виноградовым).

Об охране меловой формы приземистой березы *Betula humilis cretacea* Litv. на Среднерусской возвышенности. Охрана природы и заповедное дело в СССР, 5 : 55—62. (Совместно с Г. И. Барабаш).

Onobrychis radiata М. В. — новое кавказское растение во флоре Восточной Украины. Бот. журн., 45, 5 : 727—730. (Совместно с В. И. Даниловым).

Шафран сетчатый *Crocus reticulatus* Stev. на юге Воронежской области. Сб. Охрана природы Центрально-черноземной полосы, 3, Воронеж : 341—345. (Совместно с Ю. А. Дорониным).

1961

Koeleria talievii Lavr. — тонконог меловых обнажений Среднерусской возвышенности. Бот. матер. гербария Бот. инст. АН СССР, 21 : 60—66. (Совместно с Н. В. Черпаковой).

О новых местонахождениях тюльпанов в Воронежской области. Бюлл. общ. естествоисп. при ВГУ, 12, Воронеж : 17—21. (Совместно с Н. П. Виноградовым и Ю. А. Дорониным).

Список растений Воронежского государственного заповедника. Тр. Воронежск. гос. запов., 10 : 3—101.

Справочник-указатель семян Северо-Донского реликтового и других районов Среднерусской возвышенности и сопредельных областей, II. Изд. ВГУ, Воронеж : 1—23. (Совместно с И. П. Уваровой).

1962

К характеристике травяно-кустарниковых группировок с *Daphne julia* К.-Pol. Бот. журн., 47, 12 : 1806—1811. (Совместно с Г. И. Барабаш).

На мелах нашего юга. Сб. «Наш край», Изд. Воронежск. отд. Всесоюзн. общ. охр. природы : 8—10.

Справочник-указатель семян Северо-Донского реликтового и других районов Среднерусской возвышенности и сопредельных областей, III. Изд. ВГУ, Воронеж: 1—24. (Совместно с И. П. Уваровой).

1963

Hedysarum cretaceum Fisch. в западной части его ареала. Изд. Воронежск. отд. ВБО, 29—34. (Совместно с Ю. А. Дорониным и В. В. Матюшенко).

К истории флоры «сниженных альп» Среднерусской возвышенности. Материалы по истории флоры и растительности СССР, IV : 426—437. (Совместно с Н. П. Виноградовым).

Лесистость районов черноземного центра. Бюлл. МОИП, отд. биолог., 68, 2 : 130—133.

Справочник-указатель семян Северо-Донского реликтового и других районов Среднерусской возвышенности и сопредельных областей, IV. Изд. ВГУ : 1—32.

1964

Boraginaceae, *Orchidaceae*. В кн.: П. Ф. Маевский «Флора средней полосы европейской части СССР», изд. IX : 463—477, 573—588.

Брандушка русская *Bulbocodium ruthenicum* Bge. на степных склонах Подгоренского района. Сб. Охрана природы Центрально-черноземной полосы, 5 : 256—260. (Совместно с Ю. А. Дорониным).

Кизильник алаунский *Cotoneaster alaunicum* Golitc. В кн.: Новости систематики высших растений. БИН АН СССР : 145—146.

Справочник-указатель семян Северо-Донского реликтового и других районов Среднерусской возвышенности и сопредельных областей. V. Изд. ВГУ, Воронеж : 1—22.

Элементы полупустыни на крайнем юго-востоке Центрального Черноземья (предварительное сообщение). Научн. зап. Воронежск. отд. ВБО : 15—22. (Совместно с В. В. Матюшенко).

Эндем бассейна реки Айдара — *Hedysarum ucrainicum* B. Kaschm. Бюлл. общ. естествоисп. при ВГУ, 13 : 38—51. (Совместно с В. И. Даниловым).

1965

Карта растительности Липецкой и Тамбовской областей (масштаб 1 : 1 800 000). Физическая учебная карта Липецкой и Тамбовской обл., изд. ГУГК, М. (Совместно с Б. Б. Гореловым и В. И. Даниловым).

«Сниженные альпы» и меловые иссопники Среднерусской возвышенности. (Доклад о работах, представленных на соискание ученой степени кандидата биологических наук). Воронеж : 1—16.

Справочник-указатель семян Северо-Донского реликтового и других районов Среднерусской возвышенности и сопредельных областей. VI. Изд. ВГУ, Воронеж : 1—25. (Совместно с А. Я. Григорьевской).

1966

Сфагновые болота на степных водоразделах Окско-Донской низменности. (Предварительное сообщение). Бюлл. МОИП, отд. биолог., 71, 1 : 138—141.

1967

Справочник-указатель семян Северо-Донского реликтового и других районов Среднерусской возвышенности и сопредельных областей. VII. Изд. ВГУ, Воронеж : 1—23. (Совместно с Н. Ф. Голенковой и А. Я. Григорьевской).

1968

Дикорастущие декоративные растения Воронежской области. В сб.: Край Черноземный. Изд. Воронежск. отд. Всесоюзн. общ. охраны природы : 38—41.

Справочник-указатель семян Северо-Донского реликтового и других районов Среднерусской возвышенности и сопредельных областей. VIII. Изд. ВГУ, Воронеж : 1—29. (Совместно с Н. Ф. Голенковой).

Флора Воронова камня (материалы к флоре Северо-Донского и Верхне-Поосколь-ского районов). Научн. зап. Воронежск. отд. ВБО : 28—40.

1969

К вопросу о размещении меловой растительности в Ростовской области. В сб.: Вопросы ландшафтной географии. Изд. ВГУ, Воронеж : 42—47. (Совместно с Т. И. Абрамовой и А. Я. Григорьевской).

Памяти Тимофея Ивановича Попова (7 X 1890—22 III 1963). Бот. журн., 54, 9 : 1431. (Совместно с Н. С. Камышевым и В. Ф. Лейсле).

***Е. М. Лавренко* и *Р. Е. Левина*.**

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград
и
Ульяновский педагогический институт.

(Получено 20 VIII 1968).

БОТАНИЧЕСКИЕ КОНГРЕССЫ И СИМПОЗИУМЫ

УДК 006.3 : 582.261

И. А. КИСЕЛЕВ

ОБЗОР ДОКЛАДОВ ПО ВОДОРОСЛЯМ И ПЕРВИЧНОЙ ПРОДУКЦИИ НА XVI МЕЖДУНАРОДНОМ КОНГРЕССЕ ЛИМНОЛОГОВ В ВАРШАВЕ (ПОЛЬША) В 1965 г.[1]

I. A. KISSELEV. A SURVEY OF THE PAPERS ON ALGAE AND ON THE PRIMARY PRODUCTION DELIVERED AT THE XVI-TH INTERNATIONAL CONGRESS OF LIMNOLOGY HELD IN VARSHAVA (POLAND) IN 1965

XVI Международный конгресс лимнологов был в известной степени юбилейным, так как был приурочен к 40-летию Международного объединения лимнологов. Он длился с 14 VIII до 7 IX 1965. Конгресс начался в Кракове с экскурсий в Краковский университет, на соляные копи Велички, на рыбохозяйственные станции, озера, с поездок в Татры, по Дунаю и др. 23 VIII участники конгресса прибыли в Варшаву, где 24 VIII состоялось официальное открытие конгресса, а по 30 VIII включительно проходили пленарные и секционные заседания с докладами.

На конгресс приехало около 700 человек (включая членов семей) из 32 стран, в том числе и из Советского Союза.

Открыл конгресс председатель организационного комитета проф. Стангенберг (Stangenberg). На открытии (I пленарное заседание) были оглашены приветствия, почтена память членов объединения, умерших за время, протекшее с предыдущего конгресса и заслушаны два отчета: проф. **Тонолли** (Tonolli) о работе пресноводной секции Международной биологической программы и проф. **Липольта** (Liepolt) о деятельности рабочего объединения по исследованию Дуная. Затем было объявлено о присуждении медали имени Наумана за выдающиеся заслуги в области лимнологии следующим ученым: Бергу (Kaj Berg, Дания), Мортимеру (C. H. Mortimer, Шотландия) и В. И. Жадину (СССР).

Второе пленарное заседание состоялось 30 VIII.

Время с 31 VIII до 7 IX было посвящено экскурсиям на озера, в университет и для ознакомления с различными достопримечательностями.

На конгрессе было прочитано 230 докладов, распределенных по 11 разделам: I. Озера — 38 (5) докладов; II. Продукция — 16 (9); III. Методы — 7 (0); IV. Мелкие водоемы — 18 (2); V. Текучие воды — 7 (1); VI. Искусственные водоемы (водохранилища) — 12 (5); VII. Прикладная лимнология — 32 (9); VIII. Ихтиобиология и рыбное хозяйство — 29 (0); IX. Рыбоводные пруды — 23 (3); X. Солоноватые водоемы — 6 (0); XI. Экология пресноводных организмов — 42 (10). Из перечисленных докладов водорослям и первичной продукции были посвящены 44 доклада (см. цифры в скобках).

Все доклады, прочитанные на конгрессе, опубликованы в трех томах (стр. I—LXVI, 1—1787), причем I и II тома печатались в ФРГ и вышли в свет в 1966 г., III том печатался в Польше и вышел в 1967 г.

В настоящем обзоре кратко излагается содержание всех докладов, относящихся к водорослям и первичной продукции.

В о д о р о с л я м о з е р посвящены 5 докладов.

Кантер и Ланд (Canter a. Lund, Англия) доложили о результатах длительных, на протяжении 20 1/2 лет, регулярных исследований периодичности десмидиевых в планктоне оз. Уиндермир. Максимумы средних месячных совпадали с наибольшим прогревом воды, увеличение количества клеток начиналось в III или IV,[2] когда устанавливалась термическая слоистость. Обилие в это время диатомовых не оказывало угнетающего действия на развитие десмидиевых. Развитие последних в меньшей степени зависело от длины дня или количества получаемой солнечной радиации, что подтверждается также наличием второго осеннего пика при укороченных днях

[1] Доложено на заседании Альгологической секции Всесоюзного ботанического общества 19 V 1969.

[2] Здесь и ниже римскими цифрами обозначены месяцы.

и относительно слабой освещенности, но еще при достаточно прогретой воде. Данные, приведенные в докладе, показали несомненную связь вертикального распределения планктона с температурным режимом водоема.

Доклад **Джексона** и **Мейера** (Jackson a. Meier, США) носил санитарно-гидробиологический характер и был посвящен результатам длительных исследований, начиная с 1922 г., летних популяций фитопланктона большого и глубокого озера близ г. Сиракузы (штат Нью-Йорк). Озеро снабжает питьевой водой город с 1894 г. В нем неоднократно наблюдалось «цветение воды», сообщающее воде неприятный запах и привкус. При обработке докладчиками собираемых в озере материалов основное внимание уделялось рр. *Aphanizomenon*, *Asterionella*, *Synedra*, *Ceratium* и *Dinobryon*. При массовом их развитии проводилось купоросование озера. В результате за последние 40 лет снизилось развитие *Aphanizomenon* и *Dinobryon*, причем первый род в период 1959—1962 гг. полностью выпал из планктона, появившись лишь в мае 1963 г. и в небольшом количестве в 1964 и 1965 гг. Зато, начиная с 1958 г., преобладающая роль перешла к *Synedra*. Более чем за 40-летний период было всего лишь 8 лет, когда водорослевая проблема не возникала и озеро не купоросовалось.

В докладе **Козарова** (Югославия) были приведены некоторые данные о летнем фитопланктоне оз. Дорион (Македония) за летние периоды 1961 и 1962 гг. Приводится видовой состав водорослей, указывается на преобладание синезеленых, обильно развивающихся в поверхностном слое, и отмечается постепенное исчезновение летом *Dinobryon divergens* и *Ceratium herundinella*.

Доклад **Н. Н. Давыдовой** (СССР) был посвящен результатам изучения диатомовых донных осадков на разных глубинах Ладожского озера, причем исследование велось с применением люминесцентного анализа. Установлено, что верхний слой ила содержит 80—95% пустых створок диатомовых и только 5% живых клеток. Наиболее обильно и с наибольшим количеством живых клеток в илах была представлена *Melosira islandica helvetica*, причем живые клетки были находимы во все сезоны года. Объясняется это тем, что означенная диатомея максимальное развитие имеет в начале биологической весны. С прекращением вегетации она еще до образования термоклина погружается в нижние слои воды и даже на дно. Диатомеи же, максимально развивающиеся летом (*Asterionella formosa*), из-за образования термоклина и термической слоистости не в состоянии опуститься до дна, они остаются в эпилимнионе или их тонкие панцири в воде растворяются, не оставляя живых клеток в осадках. И только с исчезновением в VIII и в IX термоклина снова в илах появляются живые клетки *Tabellaria*, *Cyclotella*, *Fragilaria* и др. Сходные изменения состава и количества живых планктических диатомовых по сезонам наблюдаются и в илах Онежского озера.

Доклад **Н. В. Кордэ** (СССР) был посвящен отложениям оз. Котокол (Бурятская АССР) и болота «Большой мох» (Калининская обл.). В первом видовой состав организмов во всем комплексе отложений, кроме самых нижних слоев, почти не изменялся. Сильно изменились только соотношения между количеством диатомей и синезеленых в результате сдвига годовых циклов развития видов под воздействием перемен климата. В более теплые периоды и при обмелении озера дольше вегетировали синезеленые, оставлявшие больше своих остатков на дне озера, в холодные и влажные периоды сильнее развивались диатомеи. В краевой зоне болота «Большой мох» преобладали сфагнофильные диатомеи рр. *Eunotia* и *Pinnularia*, а глубже — хризофитовые, много было десмидиевых и синезеленых. В середине болота в самых нижних слоях наблюдалась картина, сходная с краевой зоной, выше располагался толстый слой сфагнума. Докладчик настаивала на необходимости систематического изучения циклов развития живущих в воде организмов с количественной оценкой их при параллельном изучении образующихся озерных отложений. Только на генетической основе, считает она, можно строить в настоящее время типологию озер.

Первичная продукция водоемов освещается в 9 докладах.

Родэ, Хобби и Урайт (Rodhe, Hobbie a. Wright, Швеция) посвятили свой доклад фототрофии и гетеротрофии в высокогорных озерах, отличающихся низкими температурами воды, малым содержанием питательных солей, избытком света летом и слабой освещенностью или полным отсутствием света в остальную часть года, когда они покрываются слоем льда и снега. И тем не менее в озерах наблюдается обильное развитие фитопланктона, состоящего из жгутиковых, зеленых и мелких диатомей, при полном отсутствии синезеленых. Здесь при слабо выраженной летней стратификации не наблюдается равномерного распределения фитопланктона. Главная масса его сосредоточена в самых глубоких слоях, где летом он находит достаточно света для фотосинтеза и прироста и продолжает ассимиляцию даже зимой подо льдом, и не только в поверхностном слое, но и на глубине 30—40 м. Авторы полагают, что наннопланктон живет здесь, комбинируя слабый фотосинтез с использованием запаса пищевого резерва в клетках и медленно поглощая растворенные органические вещества, а некоторые растения прибегают к фаготрофии. Авторы принимают возможность в этих озерах повышенной гетеротрофной активности, хотя подчеркивают необходимость осторожности в вопросе о том, можно ли одной гетеротрофией объяснить сохранение водорослей при столь крайне неблагоприятных условиях существования.

Финденег (Findenegg, Австрия) доложил о результатах своих опытов, поставленных с целью выяснения значения коротковолновой солнечной радиации для образования первичной продукции в озерах. Отмечая отсутствие в олиготрофных альпийских озерах типичного максимума и незначительную интенсивность ассимиляции до нескольких метров глубины, докладчик ранее объяснял это бедностью питательных веществ в указанных озерах. Однако, встретив со стороны Родэ возражение, сво-

дящее причину бедности к угнетению продукции со стороны ультрафиолетовой радиации, каковая в прозрачных озерах проникает на значительную глубину, Финденег поставил опыты с *Chlorella* и фитопланктоном в колбах из кварцевого и иенского стекла, опуская их на разные глубины и определяя методом C^{14} возможность воздействия коротковолновой естественной лучистости на первичную продукцию в озерах. Установлено отсутствие угнетения со стороны названных лучей за исключением самых верхних колб. Только при высоком стоянии солнца и при ясном небе ассимиляция отсутствует до глубины в 1 м в озерах с очень прозрачной водой. Отсюда, наблюдаемое в озерах явление поверхностного угнетения автор доклада относит не за счет ультрафиолетового излучения, а за счет высокой интенсивности в области видимого света

Ветцель (Wetzel, США) свой доклад посвятил продуктивности и пищевым связям в мергелистых озерах Северной Индианы. Озера эти отличаются обилием растворенных карбонатов Ca и Mg, низким содержанием P, N и Fe и незначительной продуктивностью. Для понимания причин малой продуктивности озер определялись годовая первичная продуктивность и физико-химические параметры для спектра 13 озер, расположенных в ряд от непродуктивных крайне известковых до гиперэвтрофных. Их первичная продукция варьировала от 194 до 1564 мгС/м² в сутки, колеблясь около средней в 400 мгС/м² в сутки. Интересны результаты определения реакции природных популяций фитопланктона in situ и в лаборатории на добавку микроэлементов и факторов роста. Так, лучшее развитие получалось при добавке PO_4 в комбинации с хилят-агентом EDTA. Более пригодной для роста чем неорганический PO_4 оказалась наиболее растворимая форма PO_4 при наличии β-глицерофосфата. Железо в озерах с известковой водой стимулирует развитие только в комбинации с цитратами и EDTA. Сильно способствует развитию внесение витамина B_{12}, аминокислот, сильных хилят-агентов и др.

Гин и Харгрэйв (Geen a. Hargrave, Канада) исследовали первичную и вторичную продукцию оз. Бра-д'Ор (Новая Шотландия), соединенного с морем тремя каналами. Вода в озере имеет соленость 20—25‰. Фауна и флора в озере морские. Определялись чистая продукция, индекс продуктивности (П/Б), содержание хлорофилла в озерной воде, скорость выедания фитопланктона зоопланктоном. Отмечается постоянство летом низкого содержания питательных веществ (N, P), объясняемое быстрой регенерацией, осуществляемой зоопланктоном, экстрагирующим PO_4—P и NH_4—N в количествах, достаточных, чтобы частично восполнить пищевые потребности для непрерывного роста фитопланктона. Точно так же в среднем 20—25 % энергии, содержащейся в фитопланктоне, было достаточно для удовлетворения потребности рачков в пище; популяция фитопланктона одна могла поддерживать популяцию зоопланктона.

Джанотти (Gianotti, Италия) свой обстоятельный доклад посвятил результатам ежемесячных исследований хлорофилла, каротиноидов и состава фитопланктона эвтрофного озера Трасимено в центральной Италии. Изучались состав, количественное развитие, горизонтальное и вертикальное распределение фитопланктона, содержание и распределение во времени и от места к месту хлорофиллов a, b, c и каротиноидов. Отмечается преобладание в озере зеленых водорослей в течение 7 месяцев, причем в октябре вместе с криптофитовыми, которые доминируют в течение 3 месяцев, диатомовые же достигают преобладания только в течение 1 месяца. Установлена положительная корреляция плотности всего фитопланктона и распределения его с содержанием и распределением пигментов. В тех случаях, когда этого соответствия не наблюдается, автор это объясняет влиянием физиологического состояния водорослей на количество пигментов в клетках.

Альбрехт (Albrecht, ГДР) в докладе описала результаты опытов, поставленных ею с целью ответить на следующие вопросы: 1) какова интенсивность фотосинтеза при t° воды около 0°; 2) в какой степени фотосинтез подавляется под слоем льда и снега и 3) имеется ли в воде или на дне после длительного ледостава достаточное количество водорослей, чтобы привести к ощутимому повышению содержания O_2 в воде? Опыты ставились при разных tt°, разных концентрациях водорослей и при неодинаковой освещенности. Установлен еще ранее известный факт, что высокая освещенность действует оптимально только при относительно высокой t°. При t° от —2 до +0.2° и при низкой концентрации водорослей (1000 клеток/мл) фотосинтез был весьма слабый. Опыты в аквариумах со склянками, наполненными взвесями водорослей (около 10 000 клеток/мл) и опускаемыми в феврале в озеро и в пруд с водой различной t° (в озере ±0 до 0.2°, в пруду 1.9—2.1°) и при различной освещенности (3, 32, 65% внешнего освещения), показали следующее: при 3% освещения не было повышения содержания O_2, при большей освещенности (32 и 65%) в обоих случаях ассимиляция происходила, причем при t° 2° в обоих случаях вдвое интенсивнее, чем при 0°. Однако увеличение содержания O_2 при усилении освещения с 32 до 65% для более высокой t° (1.9—2.1°) было очень незначительным по сравнению с содержанием O_2 при t° 0—0.2°, тем самым подтверждается, что повышение освещенности свыше определенного уровня при низкой t° не может быть полностью эффективным. При исследовании 20 прудов под слоем льда и снега вода оказалась лишенной водорослей, но в донных пробах всегда присутствовало много водорослей, обрастаний и клеток, опустившихся из планктона, способных ассимилировать и повысить содержание O_2 в воде.

Щепанский (Szczepanski, Польша) исследовал круглогодично или только в течение летнего сезона первичную продукцию в пелагиали 19 Мазурских озер, установив определенные закономерности в изменении по сезонам как величин первичной продукции, так и содержания хлорофилла. Ограничивающим фактором был свет. Сопоставление фактической и потенциальной продукции с содержанием хлорофилла

в исследованных озерах привело к выводу, что заключения о продукции, выводимые на основании косвенных методов, могут дать только ориентировочные величины, а в качестве основы для оценки фактической продукции они служить не могут.

Печинская и Щепанская (Pieczynska a. Szczepanska, Польша) доложили о результатах исследования первичной продукции в литорали некоторых Мазурских озер. Исследовалась первичная продукция макрофитов, перифитона и литорального планктона 4 озер разного типа. Наибольшая продукция макрофитов при пересчете на гектар была в мезотрофном, наименьшая — в эвтрофном озере. Во всех озерах надводные растения давали гораздо большую продукцию, чем погруженные. Наибольшая продукция планктона и перифитона наблюдалась в эвтрофном, а самая низкая — в дистрофном озере. Наблюдались различия в продукции по сезонам. Для всех озер установлена положительная корреляция между средней величиной интенсивности фотосинтеза и содержанием хлорофилла, хотя для отдельных пунктов и разных периодов такая связь выражалась не столь отчетливо. Корреляция отсутствовала при высоком содержании хлорофилла, свидетельствуя о влиянии на продукцию не одного хлорофилла, но и других факторов. В некоторых случаях (при цветениях) связь имела место.

Ричман (Richman, США) исследовал влияние концентрации фитопланктона на интенсивность питания *Diaptomus oregonensis*. Установлено, что при концентрации *Chlorella* и *Chlamydomonas* меньше 25 000 клеток/мл скорость захвата их рачком пропорциональна концентрации, а свыше этой величины захват не зависит от концентрации и выражается цифрой 60 000 клеток на рачка в день при концентрации пищи от 25 000 до 500 000 клеток/мл. Что касается объема фильтруемой воды, то при концентрации меньше 25 000 клеток/мл эффективная скорость фильтрации постоянна и равна приблизительно 2.5 мл на рачка в день, а при концентрации больше 25 000 клеток/мл эта скорость обратно пропорциональна концентрации пищи.

Водоросли мелких водоемов были затронуты в двух докладах.

Ваврик (Wawrik, Австрия) сообщила о результатах исследования высокогорных луж и озерков, покрытых в течение 6—8 месяцев льдом и снегом при полном отсутствии света. Вода в них бедна электролитами, светлая или бурая. Зимой — полное отсутствие автотрофных организмов. При вскрытии льда появляется много железобактерий и криобионтных водорослей — *Chlamydomonas nivalis*, *Scotiella nivalis*. Весной после таяния снега развиваются *Dinobryon*, *Glaucocystis nostochinearum*, *Rhizochrysiopsis vorax*, летом — обилие десмидиевых, нередки перидинеи, иногда появляется *Botryococcus*, осенью много *Closterium acutum*, *Gymnozygon brebissonii*, появляются *Mallomonas akrokomos* и *Eucapsis alpina*. Обильны бесцветные жгутиковые и бактерии. В лужах среди верховых болот с pH, равным 5—5.5 и при t° до 20°, наблюдается цветение *Euastrum affine*. Автору представляется, что в подобных водоемах действует больше отбор, чем формообразование.

Джонсон (Johnson) доложил о результатах однократного исследования фитопланктона, перифитона и фитобентоса небольшого пруда на территории Сингапурского университета. Для определения числа проб, в которых данный вид встречается, были применены так называемые B-оценки от 1 до 10. Было установлено, что состав фитопланктона изменяется от места к месту, доказывая этим недостаточность взятия одной пробы для характеристики сообщества, вегетирующего в небольшом пруду, богатом макрофитами и расчлененном островами. Только при изотермических условиях в умеренно крупных водоемах, свободных от зарослей или островов, одна единственная проба может считаться достаточной.

Водоросли текучих вод были затронуты всего в одном докладе.

Кан (Kann, Австрия) исследовала обрастания (исключая диатомовые) в разных ручьях, богатых и бедных Ca, с водой неодинаковой щелочности, при разных скоростях течения, в местах затененных и освещенных, при разных уровнях воды и с различным субстратом. Установлен неодинаковый состав обрастаний, что зависит не от субстрата, а от содержания Ca в воде. Самые обильные обрастания были приурочены к ручьям с меньшей щелочностью воды, к местам с быстрым течением и субстратом из камня и дерева. В местах затененных окраска водорослей была сине-зеленая, оливковая, серо-фиолетовая, в освещенных — бурая до буро-зеленой.

Водорослям искусственных водоемов (водохранилищ) было посвящено 5 докладов.

Яворницкий (Javornicky, Чехословакия) сделал интересный доклад на тему «Свет как главный фактор развития диатомовых в водохранилище Слепы» (Slapy). Ставились опыты в склянках с водой, содержащей культуры водорослей или взвесь фитопланктона, выставляемых на 2—3 недели в водохранилище близ поверхности, на глубине 1, 2 и 3 м. Через недельные интервалы производился подсчет клеток и определялся фотосинтез. Оказалось, что разные виды водорослей лучше развивались на определенной глубине. В опытах с полиэтиленовыми сосудами, затененными спектрально нейтральными оптическими фильтрами, пропускающими различные количества падающей радиации, наилучшее развитие наблюдалось в сосуде с фильтром, пропускающим 85% радиации. Установлено также, что в водохранилище с относительно тонким эвфотическим слоем (3 м), бурой водой и слабо выраженной слоистостью развитие водорослей (гл. обр. диатомовых) шло слабо, биомасса их была малая, и только при заметной температурной слоистости (в 1962 г.) наблюдалось лучшее развитие, свидетельствующее, что свет в комбинации с t°-слоистостью — факторы, способствующие развитию диатомовых и протококковых водорослей в водохранилище.

О. М. Кожова (СССР) сообщила о результатах исследования фитопланктона и его первичной продукции в Иркутском и Братском водохранилищах. В первом,

расположенном ближе к Байкалу, в верхней его части наблюдались те же закономерности в развитии фитопланктона, что и в Байкале, в нижней части, более прогреваемой и эвтрофированной, состав фитопланктона был иной (*Asterionella*, синезеленые, вольвоксовые) и биомасса его летом немного больше (0.5 г/м³). Еще значительнее биомасса фитопланктона в Братском водохранилище, более удаленном от Байкала и еще сильнее эвтрофированном (10—20 г/м³), причем фитопланктон летом состоит из синезеленых, весной — из диатомовых.

Рзоска и **Тэллинг** (Rzoska a. Talling, Англия) доложили о развитии планктона в Голубом Ниле у Хартума в связи с гидрологией и режимом водохранилища, расположенного на 358 км выше Хартума. Именно гидрологическими условиями текучей воды и сезонным режимом водохранилища были обусловлены наблюдаемые сезонные изменения планктона с двумя максимумами I—III и V—VI. В половодье (VII—X) в связи с большой скоростью течения, высоким уровнем и сильной мутностью воды происходит спад развития планктона. Восстановление наблюдается только после снижения уровня и при увеличении прозрачности воды вплоть до I пика, обусловленного развитием *Anabaena flos aquae* f. *spiralis*. Появление второго максимума совпало с уменьшением уровня и скорости течения.

Страшкраба (Straškraba, Чехословакия) охарактеризовал взаимоотношения между зоо- и фитопланктоном в двух водохранилищах. В мезотрофном водохранилище первичная продукция вдвое или вчетверо бо́льшая, чем в эвтрофном, биомасса же зоопланктона, наоборот, в первом меньше, чем во втором. Эти расхождения докладчик объясняет так: в эвтотрофное водохранилище больше вносится аллохтонных веществ, что обусловливает относительно более высокую биомассу зоопланктона. Постройка выше него другого водохранилища вызвала выпадение в последнем органического сестона, ранее приносимого рекой, и привела к снабжению обедненной водой из нижних слоев, что сказалось на уменьшении биомассы фитопланктона, а не зоопланктона. Сильное уменьшение биомассы синезеленых после наполнения водохранилища тоже не привело к соответствующему снижению биомассы зоопланктона, а это показывает, что синезеленые используются в меньшей степени, нежели другие водоросли. Сравнение первичной подукции фитопланктона с респирацией зооплантона и с t° показало, что при максимальной t° метаболические потребности зоопланктона превосходят первичную продукцию, что обусловливает снижение биомассы зоопланктона; позднее уменьшенный зоопланктон снова бывает способен покрыть свои потребности за счет первичной продукции, что приводит к увеличению его биомассы.

Сладечкова (Šlădečkova, Чехословакия) доложила о значении перифитона в водохранилищах для теоретической и прикладной лимнологии. Перифитон изучался на предметных стеклах, опускаемых на разные глубины. Через месячные интервалы определялся видовой состав и продукция. Установлено 5 вертикальных зон: 1) поверхностная без перифитона; 2) зона продуцентов с преобладанием на стеклах водорослей; 3) транзитная зона, соответствующая компенсационному слою, на стеклах смесь продуцентов и консументов; 4) зона консументов (гетеротрофов) и 5) донная зона с обилием бактерий и крупных бентических организмов. Опытом подтвердилась возможность использования перифитона как показателя сапробности воды водохранилища, развитие перифитона на погруженных предметах делает возможным улучшение воды в загрязненных водохранилищах, для чего рекомендуется устраивать так называемые «биопоглотители», повторно очищаемые и снова выставляемые в воде; избыточные органические вещества, трансформированные в телах организмов перифитона, удаляются из водоема, а очищенный материал используется как корм или удобрение.

По разделу «П р и к л а д н а я л и м н о л о г и я» было зачитано 9 докладов, в которых фигурируют водоросли: 8 докладов относятся к сапробиологии и 1 доклад — к токсичности и радиоактивности. Этим докладам предшествовало выступление проф. Эльстера (Elster, ФРГ) с обширным докладом «О лимнологических основах биологической оценки водоемов в Средней Европе», представляющим собою обзор существующих систем сопробности, начиная с системы Кольквитца и Марсона и кончая системами Либмана, Сладечека и Фьердингстада.

Сладечек (Sládeček, Чехословакия) свой доклад посвятил обоснованию своей системы определения качества воды, при построении которой учитывались не только собственно сапробные загрязнения, вызываемые органическими веществами, подвергающимися микробному разложению, но и загрязнения токсические и радиоактивные, вызываемые промышленными отходами и не подвергающиеся микробному разложению. Автор подразделяет воды на катаробные, лимносапробные (включающие всю шкалу сапробности), эвсапробные (сточные воды) и транссапробные (объединяющие воды с токсическими веществами, с радиоактивным загрязнением, с высокой температурой и др.). Внутри каждой из указанных категорий вод различаются от 1 до 5 ступеней, охарактеризованных биологически и привязанных к химическим и бактериологическим показателям. Так как ступени транссапробности трудно поместить в одну общую систему, автор предлагает заменить эту систему тремя (четырьмя) независимыми системами: сапробность, токсичность, радиоактивность, применяя их, если это нужно, одновременно.

Брауне (Braune, ГДР) доложил о результатах экспериментального изучения размножения клеток *Scenedesmus obliquus* в капсулах, затянутых мембранным фильтром и экспонируемых непосредственно в реке. Исследовалась вода из двух пунктов на р. Заале близ Иены выше города и ниже последнего спуска сточных вод. Скорость прироста *Scenedesmus* в капсулах за 20 дней в первом пункте были всегда больше, чем во втором, что подтверждает β-мезосапробный характер воды в этом пункте. В опытах же

с водой, но в лабораторных условиях, наоборот, размножение было всегда более сильным в воде, взятой из второго пункта. Отсюда делается вывод, что *Scenedesmus obliquus* в качестве тест-водоросли в лабораторных условиях не может удовлетворительно характеризовать свойства воды; очевидно, что в лабораторных условиях размножение зависит от иных факторов, нежели в природе. Таким образом, результаты лабораторных исследований с тест-водорослями необходимо проверять с помощью экологического эксперимента.

Кадлубовская (Kadlubowska, Польша) в своем докладе коснулась вопроса о значении диатомовых для биологического анализа воды. Обработка материалов из р. Пилицы, собранных выше и ниже впадения сточных вод, показала, что донные диатомовые быстро реагируют на временные изменения качества воды. Путем применения математическо-статистического метода и уравнений регрессии были выявлены четкие корреляции между числом особей, видов или родов бентических диатомей и оценками качества воды.

Туробойский (Turoboyski, Польша) в небольшом докладе на тему «Исследования организмов — показателей качества воды» привел экологические характеристики, касающиеся отношения к сапробности ряда водорослей и *Sphaerotilus*, доминирующих в реке, загрязненной сточными водами, и установил их связь со спектром различных гидрологических и гидрохимических показателей как в воде, так и в илу. Выявлены организмы менее и более стойкие к загрязнениям.

Вальтер (Walter, ГДР) сообщил о результатах своих исследований биоценозов рек Малой и Большой Шпрее, находящихся под воздействием стоков из угольных копей, содержащих ионы закисного железа. Обнаружено обеднение видового состава, уменьшение количества водорослей. Приведены предельные величины содержания закисного железа и pH, при которых 20 видов водорослей встречались или нередко, или часто, или в массе.

Эйхенбергер и **Вурман** (Eichenberger u. Wuhrmann, Швейцария) исследовали сезонные изменения плотности заселения в 4 моделях рек с различной концентрацией сточных вод. Установили, что при данной концентрации сточных вод имеет место сильное изменение по сезонам видового состава водорослей обрастаний, соотношения фото- и гетеротрофов и скорости заселения свободных биотопов. Однако моменты появления какого-нибудь вида и его наибольшего развития часто не обнаруживали соответствия с концентрацией сточных вод. Исходя из этого, авторы указывают на необходимость при сравнении биоценозов и их классификации по отношению к какому-нибудь фактору считаться также с экологическим значением температуры и света.

Калиш и **Сухецкая** (Kalisz et Suchecka, Польша) сообщили о результатах своих исследований роли некоторых организмов фито- и зоопланктона в процессе очистки сточных вод в биологических прудах. Были исследованы 5 биологических прудов на территории станции очистки сточных вод в г. Кельце. Наблюдалось большое развитие фитопланктона, преимущественно *Scenedesmus* и зоопланктона. Развитие планктона сопровождалось, с одной стороны, поглощением питательных веществ из сточной воды, с другой, обогащением среды O_2, что способствовало самоочищению и усилению минерализации. Были также поставлены опыты со сточной водой в аквариумах, куда вносились культуры *Scenedesmus*, дафнии и рыбы. Установлено, что дафнии и рыбы играют большую роль в процессе очистки сточных вод в биологических прудах. Однако их внесение может вызвать вторичное загрязнение, для предупреждения чего и удаления водорослей необходимо вводить растительноядных рыб, которые лучше удаляют водоросли, когда последние присутствуют в смеси с зоопланктоном.

Сухецкая (Suchecka, Польша) исследовала влияние водорослей на биохимическое потребление кислорода, показав, что норма биохимического потребления кислорода (БПК) меняется в зависимости от наличия или отсутствия в воде водорослей, увеличиваясь особенно сильно в темноте при наличии водорослей. Поэтому при определении БПК в стоках из биологических прудов необходимо предварительно удалить водоросли из пробы воды путем центрифугирования или фильтрации. Исследования, проведенные на стоках из биологических прудов в Кельце с VI до X с водой нефильтрованной и профильтрованной через разные фильтры, подтвердили, что в присутствии водорослей значительно возрастает норма БПК.

Матулова (Matulowa, Чехословакия) доложила о действии сурфактантов на водоросли. Испытывалась токсичность трех типов сурфактантов или поверхностноактивных веществ по отношению к *Chlamydomonos gelatinosa*, *Scenedesmus abundans* и *Chlorella saccharophila*. Оказалось, что все исследованные сурфактанты в определенных концентрациях влияют на водоросли, наиболее чувствителен к ним *Chlamydomonos*, наименее — *Chlorella*. Кроме того, различные типы сурфактантов производили как вредные, так и летальные воздействия на водоросли при разных концентрациях, а некоторые их типы в небольших концентрациях обнаружили даже стимулирующее влияние на развитие водорослей.

Водорослям и первичной продукции рыбоводных прудов были посвящены 3 доклада.

Проус (Prowse, Англия) в обстоятельном докладе осветил вопрос о значении химизма воды для продукции карповых прудов в тропиках (Малакка), коснулся также связей между первичной, вторичной и конечной продукцией, отмечая, что многие водоросли служат пищей для зоопланктона и рыб, что некоторые водоросли рыбами не усваиваются, другие токсичны для рыб (*Microcystis*, *Aphanizomenon*), что зоопланктон и рыбы могут жить также за счет сапрофитных организмов в прудах, удобряемых навозом или сточными водами.

Мюллер (Müller, ГДР) свой доклад посвятил первичной продукции планктона в карповых прудах при внесении в них различных фосфатных удобрений. В течение трех лет были исследованы 16 прудов, разделенных на 4 группы: одна группа из 4 прудов удобрялась томасшлаком, другая — однократно суперфосфатом, третья — суперфосфатом, вносимым повторно, чтобы повысить концентрацию PO_4, четвертая группа оставлялась неудобренной. Пруды зарыблялись карпом. Определялась первичная продукция у 0 м, на средней глубине и у дна в течение 5 сроков (VI—VIII). С помощью вариационного анализа из каждых 240 показаний (4 группы, 3 горизонта, 5 сроков при 4 повторностях) определялось воздействие отдельных факторов (применялся электронный счетчик). Установлено ежегодное значительное действие удобрений на валовую (не чистую) продукцию, каковая в прудах с высоким содержанием PO_4 была почти вдвое больше, чем в контроле. Наблюдались отличия по глубинам и по срокам при разных вариантах удобрений. Что касается корреляции между валовой продукцией и выходом рыбы, то таковая была найдена только для 1964 г.

Джованни (Di Giovanni, Италия) сообщил о ходе заселения планктоном и бентосом сельскохозяйственных водоемов в Центр. Италии. Это эвтрофные, богатые фитопланктоном, небольшие (около 1 га) водоемы. Заселение их происходит очень быстро и в определенной последовательности смен группировок. При этом «цветение воды» как показатель эвтрофии сменяется истощением питательных ресурсов, и эти водоемы через мезотрофную стадию переходят в олиготрофную, после чего цикл повторяется. В докладе приводится количество найденных видов водорослей (164), отдельно указано количество видов и форм, показательных для весны, лета и осени.

Экологии пресноводных организмов (водорослей) было посвящено 9 докладов.

Швабе (Schwabe, ФРГ) сделал доклад на тему «Экологический характер и система синезеленых». В докладе отмечается экологическое своеобразие синезеленых: стойкость их к высоким температурам, к высыханию, к дефициту O_2, к присутствию в воде H_2S и др., что, по мнению автора, свидетельствует об их высоком филогенетическом возрасте. Отмечается также склонность синезеленых к смене биотопа (переход из почвы в планктон, из терм на сушу), причем эта смена у них управляется не внутренними циклами развития, а наличными условиями среды. Отсюда делается вывод, что система синезеленых должна строиться не на филогенетической основе, что у синезеленых пока еще невозможно, а на иных, прежде всего морфологических и экологических принципах; морфологическое разнообразие проявляемое какой-либо синезеленой, рассматривается как систематический критерий, сообразно чему различается несколько этажей (Schichten) системы, обозначаемых: плейстополи-мезо-олиго- и мономорфные. В этой системе, имеющей сетчатую структуру, взятые из обычной систематики обозначения указывают только на тип строения таксонов; морфологическое разнообразие уменьшается от этажа к этажу непрерывно или скачкообразно.

Чадо (Čado, Югославия) в докладе описывает некоторые отклонения в морфологии и образе жизни, которые он обнаружил в оз. Охрид у эндолитической синезеленой *Schizothrix perforans*. Здесь она не только внедряется внутрь камней, но и образует на их поверхности в зоне брызг желатинозные пленки, связанные с эндолитическим слоем. Встречаются нити, пронизывающие камень, с одним трихомом в чехле и не ветвящиеся, имеющие сходство с *Phormidium*, а в эпилитической части находимы нити, содержащие несколько трихомов в чехле и ветвящиеся, при этом и те, и другие пучки обнаруживают общее происхождение.

Ратзак (Rathsack, ГДР) доложил об изменениях величины pH, которые вызывают *Oscillatoria boryanum* и *O. terebriformis* в культуральной среде. В среду в качестве источника N вносились $NaNO_3$, KNO_3 и NH_4HCO_3. Развивающиеся водоросли изменяли pH среды неодинаково, в зависимости от вносимых источников N; pH среды повышался при внесении нитратов и понижался к концу опыта при внесении аммонийного азота. Это отражалось на развитии водорослей, которые лучше росли в среде с нитратным, нежели с аммонийным азотом.

Анагностидис (Anagnostidis, ФРГ) изложил результаты своих наблюдений над экологией пяти видов *Spirulina* (*S. tenerrima*, *S. subtilissima*, *S. labirinthiformis*, *S. major* и *S. subsalsa*), собранных в пяти местах литорали Эгейского моря и в шести местах трех горячих источников. В термах (при солености 3.60—32.93 г/л и t° 32—67°) они встречались в сообществах типа *Oscillatoria* и *Mastigocladus*, а в морской литорали были находимы или в чистом виде, или в сообществе с другими синезелеными и серными бактериями. Встречаемость их в столь отличных биотопах указывала на их чрезвычайную приспособляемость и экологическую эвривалентность.

Кан (Kann, Австрия) поделилась своими наблюдениями над видами *Chamaesiphon*, вегетирующими в альпийских ручьях. Одни из этих видов по своим систематическим и экологическим свойствам отличались настолько, что легко узнавались макроскопически, другие можно было отличить только с помощью микроскопа. В докладе указаны условия, в каких были встречены отдельные виды.

Ратзак (Rathsack, ГДР) доложила о результатах исследования, как некоторые виды синезеленых относятся к ядовитым краскам, нанесенным на пластинки из жести, выставляемые в водоемах. Установлено, что синезеленые менее стойки к ядам, чем другие водоросли, например *Enteromorpha*. Поэтому они появляются на пластинках, покрытых слабо действующими красками, или на пластинках с ядокрасками появляются только формы с толстыми чехлами или окруженные студенистыми оболочками, а *Spirulina subsalsa* образовывала свои слоевища на домиках поселившихся здесь животных, не приходя, таким образом, в контакт с поверхностью краски.

Голубик (Golubic, США) посвятил свой доклад вопросу об установлении таксона у синезеленых, применив для этого статистический метод обработки многочисленных наблюдений и промеров у двух видов *Tolypothrix*, двух популяций *Oscillatoria* из группы «*bonnemaisonii*» и *Gloeocapsa* из группы «*sanguinea*». Было установлено, что у синезеленых, кроме консервативных, более или менее неизменяющихся таксонов встречаются пластичные, изменяющиеся и вновь возникающие таксоны, которые выявляются статистически, но которые не допускают строгого разделения на виды в классическом смысле.

Ваврик (Wawrik, Австрия) доложила о результатах своих наблюдений, относящихся к морфологии, экологии и биоценологии *Ceratium herundinella* в рыбоводных прудах Австрии. Она сообщила о сроках вегетации, оптимальных температурах, сообществах водорослей, с какими этот вид вегетирует, о его численности в названных прудах, указав при этом на наличие у него аномальных форм, количество которых летом доходит до 20%. По поводу причин появления аномальных форм высказаны такие возможности: 1) сильный прогрев воды (28—32°), 2) известкование прудов и 3) высокая радиоактивность воздуха, наблюдавшаяся в период исследования.

Бурса (Bursa, Канада) сделал доклад на тему «Эктоплазма как морфологический фактор у динофлагеллаты *Woloszynskia limnetica*». Автор установил в оболочке перидиней наличие пор, через которые при надавливании могут выделяться эктоплазматические коллоиды в виде капель или пузырьков, испытывающих несколько (4) фаз в своем развитии. При последней пустотелой фазе образуется сотоподобная структура, сходная с сетчатой оболочкой клетки или споры и содержащая внутри эндоплазму. зерна крахмала, фрагменты хроматофоров. Поэтому автор и рассматривает эктоплазму у перидиней как автодинамический морфогенетический фактор, который может создавать различные типы структур оболочки у разных видов. Автор исследовал также 18 видов перидиней в культурах и более 150 видов из живого планктона и пришел к выводу, что такие эксперименты можно с успехом использовать для дальнейших экстраполяций протоплазматических структур на уровне, близком к молекулярному, применив для этого электронный микроскоп. А пока такая работа не проведена, он находит возможным описанные качественные особенности эктоплазмы принять за существенную основу таксономии перидиней.

Зедер, Шульце и Тиле (Soeder, Schulze a. Thiele, ФРГ) доложили о результатах экспериментальных исследований синхронных культур *Chlorella*, испытывающих новый тип «светового угнетения», обусловленный воздействием очень слабого света в течение темного периода в цикле свет—темнота. Следствием угнетения со стороны «повреждающего света» («disturbance light») служит уменьшение урожая культуры. вызванное, вероятно, системой растительных пигментов, приводимых в возбудимое состояние низкой световой энергией соответствующей длины волны, и вызывающее ответную реакцию организма.

Некоторые весьма фрагментарные сведения о водорослях и первичной продукции содержались еще в докладах **Енацеану** (Enăceanu, Румыния), **Бернацкой** (Biernacka, Польша) и **Бабенциена** (Babenzien, ГДР).

Общее впечатление от доложенных на конгрессе докладов по водорослям и первичной продукции такое. Сколько-нибудь выдающихся сообщений, поражающих новизной идей или выводов, среди докладов, подвергнутых обзору, не было. Несомненно лишь, что одни доклады имели значительно больший интерес, чем другие, касающиеся более мелких, второстепенных или ранее освещенных вопросов. Отметим наиболее интересные сообщения.

Много ценных материалов содержалось в докладах, подводящих итоги многолетним исследованиям водорослей озер (доклады Ланда и Кантер, Джексона и Мейера). Интересные данные содержались в докладе Давыдовой о диатомовых в озерных осадках. Определенный интерес к себе возбуждали процессы фото- и гетеротрофии в высокогорных арктических водоемах, описанных Родэ. Весьма обстоятельные и убедительные данные о содержании растительных пигментов в оз. Трасимено (Италия) и о корреляции их с плотностью фитопланктона были представлены в докладе Джанотти.

Ряд ценных данных по первичной продукции в пелагиали и литорали Мазурских озер содержался в докладах Щепанского, Печинской и Щепанской.

Весьма содержательным был доклад Яворницкого о результатах его экспериментальных исследований над влиянием света и термической слоистости на развитие диатомей в эвтрофном водохранилище.

Интересны данные о соотношении фито- и зоопланктона в водохранилищах, представленные в докладе Страшкраба, и о значении перифитона в водохранилищах для теоретической и прикладной лимнологии, содержащиеся в докладе Сладечковой.

Значительный интерес вызвал доклад Сладечека о системе качества воды с учетом всех типов загрязнений. Ценные данные о значении химизма воды для продукции карповых прудов были представлены в докладе Прауса.

Что касается докладов по экологии водорослей, то здесь интересные, дискуссионного характера, соображения о системе синезеленых были высказаны в докладе Швабе. Нельзя также отказать в наличии интересных данных в пользу признания эктоплазмы у перидиней в качестве морфогенетического фактора, сообщенных в докладе Бурсы

Зоологический институт
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 3 VII 1969).

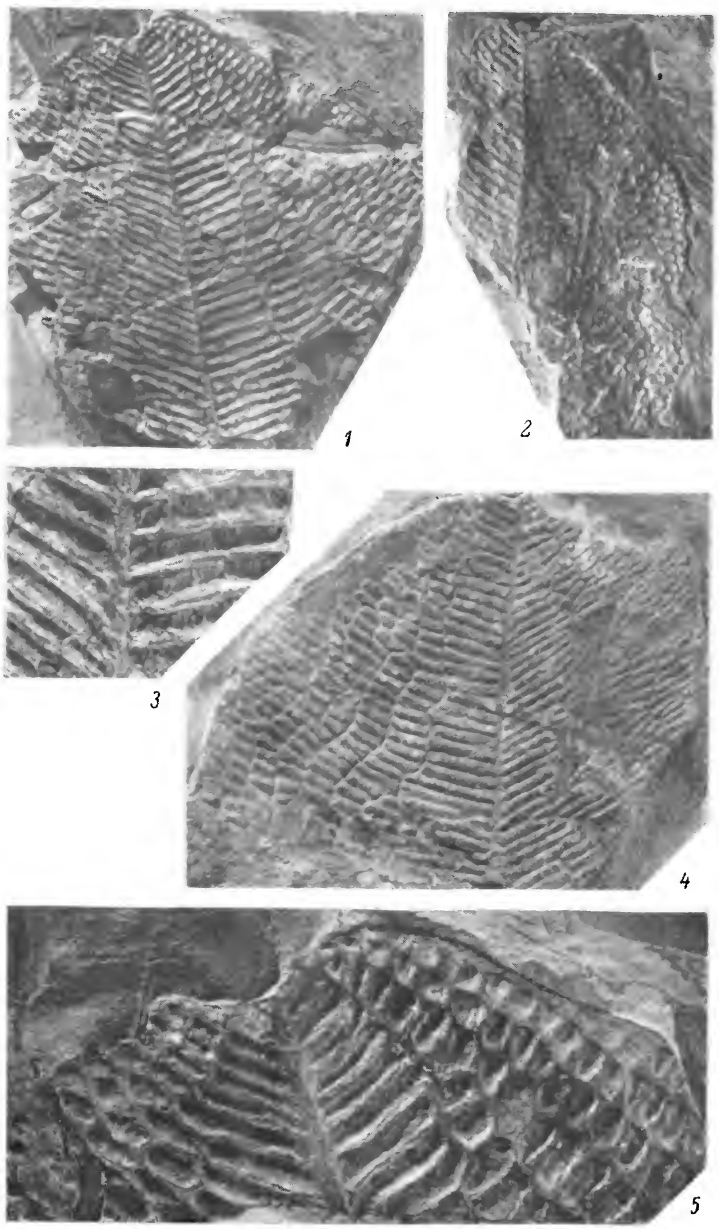


Таблица I.[1]

Anthrophyopsis narulensis sp. n.

1 — верхняя часть листа со слабовыемчатой верхушкой, голотип (обр. 195/1, натур. вел.); *2* — верхняя часть сравнительно узкого листа со слабопастным краем (обр. 26/1, натур. вел.); *3* — стержень с отходящими от него боковыми жилками на нижней поверхности листа (обр. 195/1, увел. 3); *4* — верхняя часть широкого листа, ячеи образуют четкие вертикальные полосы (обр. 198/1, натур. вел.); *5* — участок нижней поверхности листа с вогнутыми ячеями и толстыми грубыми жилками (обр. 195/1, увел. 3).

[1] Таблицы I и II составляют 0,73 натуральной величины

К ст. М. П. Долуденко и Ц. Н. Сванидзе, стр. 561.

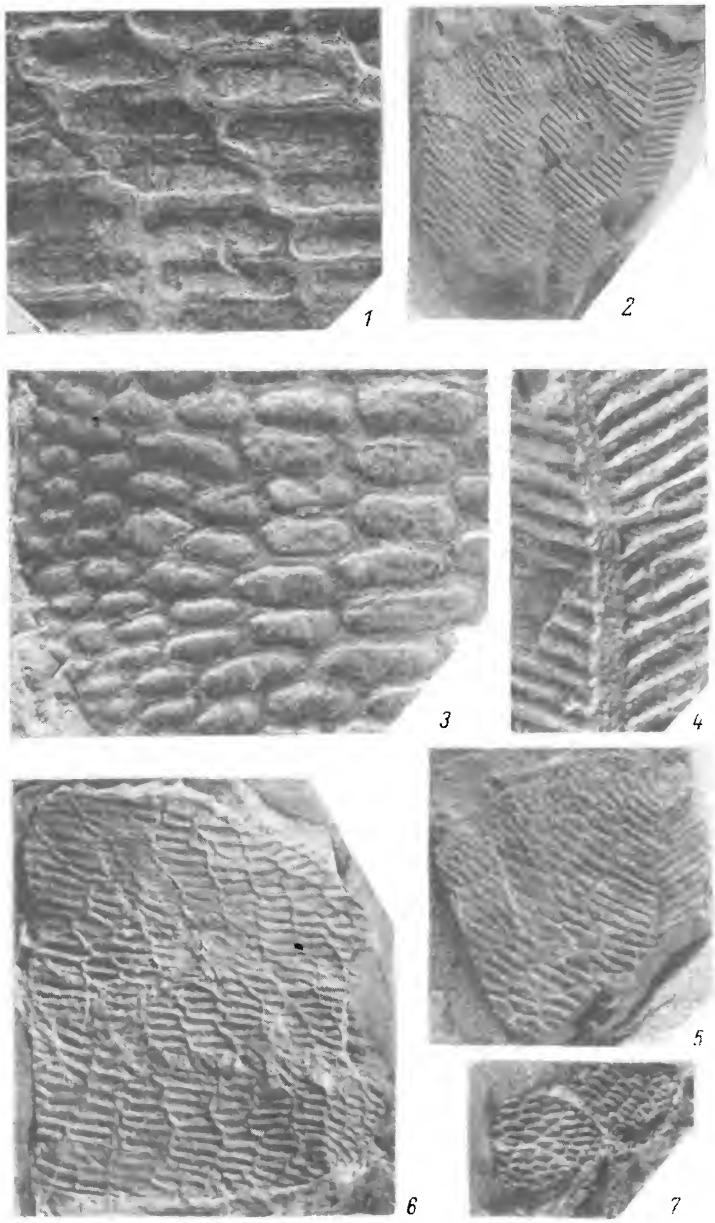


Таблица II.

Anthrophyopsis narulensis sp. n.

1 — участок нижней поверхности срединной части листа с вогнутыми ячеями (обр. 193б, увел. 3); *2* — верхняя часть листа с очень мелкими ячеями (обр. 199/1, натур. вел.); *3* — участок верхней поверхности краевой части листа с выпуклыми ячеями (обр. 193б, увел. 3); *4* — стержень, на котором хорошо видны точечные углубления (обр. 199/1, увел. 3); *5* — верхняя часть листа с широко закругленной верхушкой и ровным краем (обр. 197/1, натур. вел.); *6* — участок нижней части листа с хорошо видимым нижним краем (обр. 193/1, натур. вел.); *7* — лопасть (обр. 193а, натур. вел.).

К ст. А. И. Челебаевой, стр. 563.



Таблица I.

Rumex grandifolius Chelebayeva sp. n., голотип, плиоцен Камчатки, отп. 411-19/10. (Увел. 0.9).

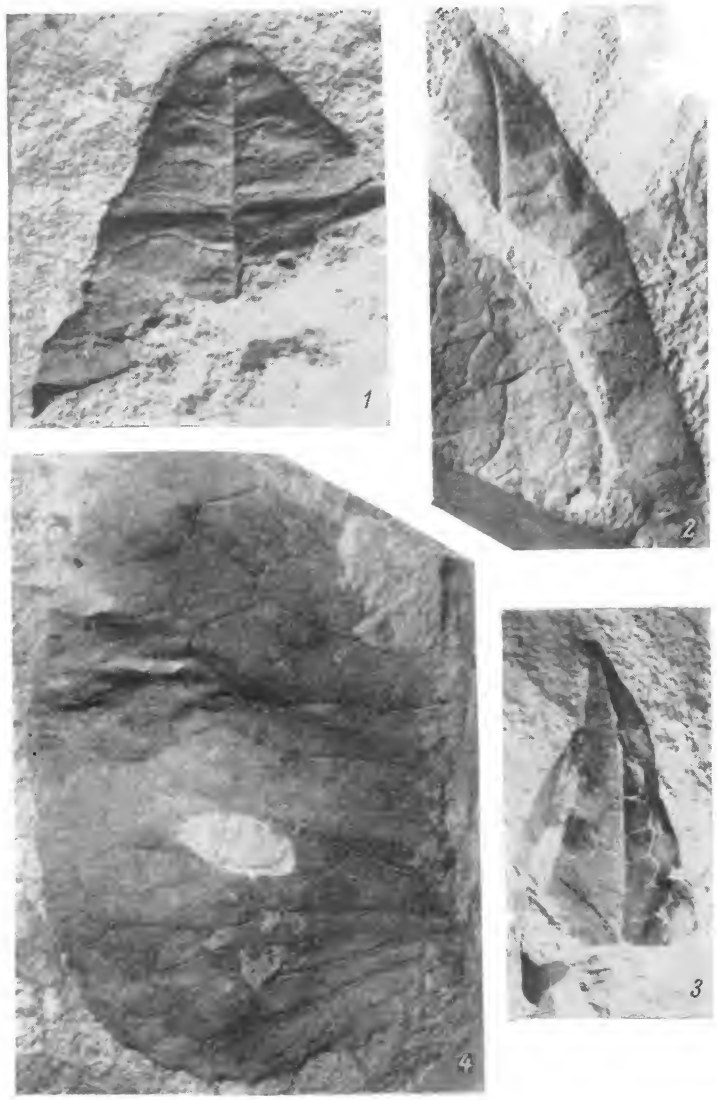


Таблица II.

Rumex grandifolius Chelebayeva sp. n., плиоцен Камчатки. (Натур. вел.).

1 — широкая притупленная верхушка небольшого листа, отп. 411=19/17а; *2* — острая верхушка небольшого листа, отп. 411=19/18; *3* — острая узкая верхушка мелкого листа, отп. 411=19/20; *4* — основание половины листа средней величины, отп. 411=19/15.

Vol. LV *April 1970*

BOTANICAL JOURNAL

Published by the Botanical Society

of the U.S.S.R.

CONTENTS

Page

V. A. Burygin and **L. E. Markova.** Winter-vegetating plants of the desert and foothill regions of Uzbekistan. (1 textfigure) 473

A. A. Nitzenko. A contribution to the knowledge of the vegetational cover of the Kursh spit (Kaliningrad Region). (1 textfigure) 481

E. L. Berezin. The species composition of spruce populations in the forests of Tian-Shan and Dzungarian Ala-Tau Mts. (7 textfigures) 491

K. A. Kokin, T. I. Koljtzova and **T. V. Khlebovich.** The composition and the dynamics of the phytoplankton along the Karelian coast of the White Sea. (6 textfigures) 499

I. N. Sveshnikova. On the terminology relating to the leaf epidermis of recent and fossil conifers. (6 textfigures, 3 plates) 510

I. V. Grushvitzky and **N. T. Skvortzova.** On a new compound leaf type. The bundle compound leaf in the species of the genus *Schefflera* Forst. et Forst. f. (*Araliaceae*). (6 textfigures) 525

T. K. Kashina and **V. N. Savin.** The effect of acute gamma-irradiation on the internal leaf structure in *Perilla ocymoides* L. (4 textfigures) 537

REPORTS 550

N. S. Shemetova. *Rhododendron fauriei* Franch., a species new for the flora of the continental part of the Far East. (1 textfigure). (550). — **G. S. Kukovitza** and **U. R. Sheliag-Sosonko.** Relict aggregations of *Ephedra distachya* L. and *Amygdalus nana* L. in Western Podolia (the Ukraine, to the west of the Dniestr). (1 textfigure). (552). — **E. V. Rotshild.** *Salsola euryphilla* Botsch., an inhabitant of variegated calcareous rocks in the area adjoining the Aral Sea. (2 textfigures). (557). — **M. P. Doludenko** and **C. I. Svanidze.** A new species of *Anthrophyopsis* from Georgia. (1 textfigure, 2 plates). (559). — **A. I. Chelebayeva.** On a find of fossil *Rumex* leaves. (1 textfigure, 2 plates). (562). — **R. I. Arushanian.** A new locality of *Fagus orientalis* L. in the mountainous part of Karabakh. (1 textfigure). (566). — **A. S. Dariev** and **A. V. Voevodin.** The changes of the anatomical structure of cotton seedling induced by herbicides. (2 textfigures). (568)

REVIEWS 572

A. M. Semenova-Tyan-Shanskaya. *G. I. Dochmann.* The Forest-Steppe of the European part of the U.S.S.R. (to the study of the fundamentals of its nature). 1968. (572). — **V. V. Ponomareva.** *G. I. Dochmann.* The Forest-Steppe of the European part of the U.S.S.R. (to the study of the fundamentals of its nature). 1968. (577).

HISTORY OF SCIENCE 583

A. I. Barbarich. The Kiev Society of Naturalists and its role in the development of Botany (for the centenary of the foundation of the Society, 1869—1969). (1 textfigure). (583).

OBITUARIES 592

A. V. Polozhiy and **L. P. Sergiyevskaya.** To the memory of Victor Vladimirovich Reverdatto. (June 6, 1891—March 14, 1969). (1 portrait). (592). — **E. M. Lavrenko** and **R. E. Levina.** To the memory of Sergey Vladimirovich Golitzyn (January 21, 1897—November 3, 1968). (1 portrait). (594).

BOTANICAL CONGRESSES AND SYMPOSIA 601

I. A. Kisseliov. A survey of the papers on algae and on the primary production delivered at the XVIth International Congress of Limnology held in Varshava (Poland) in 1965. (601).

1 р. 50 к.

Индекс
70056

СОДЕРЖАНИЕ

Стр.

В. А. Бурыгин и Л. Е. Маркова. Зимневегетирующая растительность пустынных и предгорных областей Узбекистана. (С 1 рис.) 473

А. А. Нищенко. Материалы к изучению растительного покрова Куршской косы (Калининградская область). (С 1 рис.) 481

Э. Л. Березин. Видовой состав популяций ели в лесах Тянь-Шаня и Джунгарского Ала-Тау. (С 7 рис.) 491

К. А. Кокин, Т. И. Кольцова и Т. В. Хлебович. Состав и динамика фитопланктона Карельского побережья Белого моря. (С 6 рис.) 499

И. Н. Свешникова. О терминологии эпидермы листа современных и ископаемых хвойных. (С 6 рис. и 3 табл. рис.) 510

И. В. Грушвицкий и Н. Т. Скворцова. О новом типе сложного листа. Пучковатосложный лист видов р. *Schefflera* Forst. et Forst. f. (*Araliaceae*). (С 6 рис.) 525

Т. К. Кашина и В. Н. Савин. Действие острого гамма-облучения на формирование внутренней структуры листа *Perilla ocymoides* L. (С 4 рис.) 537

СООБЩЕНИЯ 550

Н. С. Шеметова. *Rhododendron fauriei* Franch. — новый вид для флоры материковой части Дальнего Востока. (С 1 рис.). (550). — **Г. С. Куковица и Ю. Р. Шеляг-Сосонко.** Реликтовые группировки из *Ephedra distachya* L. и *Amygdalus nana* L. в Западной Подолии. (С 1 рис.). (552). — **Е. В. Ротшильд.** *Salsola euryphylla* Botsch. — обитатель пестроцветных меловых пород Приаралья. (С 2 рис.). (557). — **М. П. Долуденко и Ц. И. Сванидзе.** Новый вид *Anthrophyopsis* из Грузии. (С 1 рис. и 2 табл. рис.). (559). — **А. И. Челебаева.** О находке листьев *Rumex* в ископаемом состоянии. (С 1 рис. и 2 табл. рис.). (562). — **Р. И. Арушанян.** Новое местонахождение бука *Fagus orientalis* L. в Нагорном Карабахе. (С 1 рис.). (566). — **А. С. Дариев и А. В. Воеводин.** Изменение анатомического строения проростков хлопчатника под действием гербицидов. (С 2 рис.). (568).

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ 572

А. М. Семенова-Тян-Шанская. *Г. И. Дохман.* Лесостепь Европейской части СССР. (К познанию закономерностей природы лесостепи). 1968. (572). — **В. В. Пономарева.** *Г. И. Дохман.* Лесостепь Европейской части СССР. (К познанию закономерностей природы лесостепи). 1968. (577).

ИСТОРИЯ НАУКИ 583

А. И. Барбарич. Киевское общество естествоиспытателей и его роль в развитии ботаники. (К 100-летию со дня организации, 1869—1969). (С 1 рис.). (583).

ПОТЕРИ НАУКИ 592

А. В. Положий и Л. П. Сергиевская. Памяти Виктора Владимировича Ревердатто. (6 VI 1891—14 III 1969). (С 1 портретом). (592). — **Е. М. Лавренко и Р. Е. Левина.** Памяти Сергея Владимировича Голицына. (21 I 1897—3 XI 1968). (С 1 портретом). (594).

БОТАНИЧЕСКИЕ КОНГРЕССЫ И СИМПОЗИУМЫ 601

И. А. Киселев. Обзор докладов по водорослям и первичной продукции на XVI Международном конгрессе лимнологов в Варшаве (Польша) в 1965 г. (601).

Адрес редакции Ботанического журнала: Ленинград, В-164, Менделеевская лин., д. 1

Ленинградское отделение издательства «Наука»

Завед. редакцией *М. П. Тулина.* Технический редактор *Г. А. Смирнова*
Корректоры *Н. А. Абрамова* и *Е. А. Гистлинг*

Сдано в набор 14/I 1970 г. Подписано к печати 6/IV 1970 г. Формат бумаги 70×108¹/₁₆. Печ. л. 8¹/₂ + 2 вкл. (¹/₄ печ. л.) = 12.25 усл. печ. л. Уч.-изд. л. 14.17. Бум. л. 4³/₈. Тип. зак. № 723. М-17656. Тираж 2591.

1-я тип. издательства «Наука». Ленинград, В-34, 9 линия, д. 12